НОВЫЯ ИДЕИ ВЪ БІОЛОГІИ.

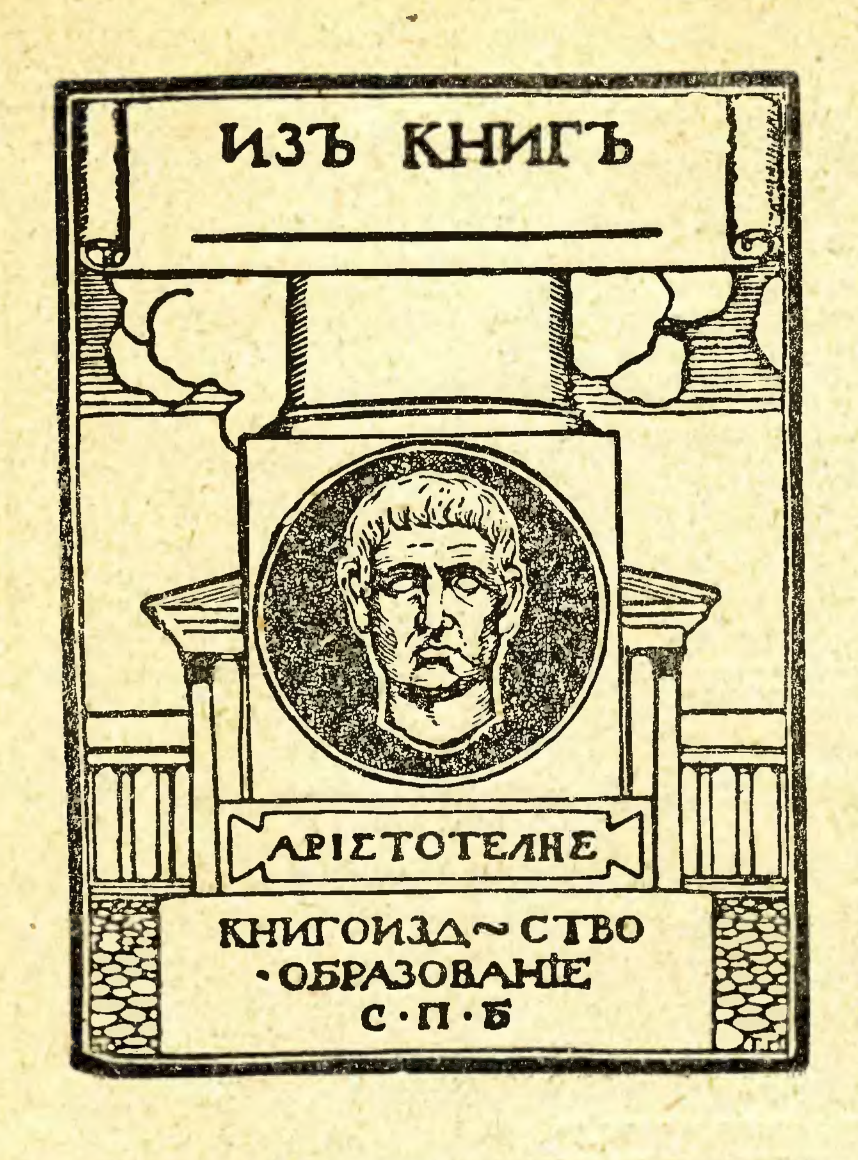
Непеpіодическое изданіе, выходящее подъ редакціей

профессора В. А. Вагнера.

СБОРНИКЪ ЧЕТВЕРТЫЙ.

Наслѣдственность I.

Издательство „ОБРАЗОВАНІЕ", СПБ.
1914.



Типографія „Печатный Трудъ“, Спб., Прачешный пер., 4.

ОТЪ РЕДАКЦІИ.

Послѣднее десятилѣтіе въ біологіи болѣе всего характеризуется быстрымъ развитіемъ ученія о наслѣдственности, успѣвшаго за это время даже выдѣлиться въ особую дисциплину, уже получившую имя генетики. Чрезвычайно большое значеніе разрабатываемыхъ ею проблемъ въ областяхъ, не только чисто теоретической, но и прикладной, побуждаютъ насъ посвятить настоящій сборникъ „Новыхъ идей въ біологіи“ именно вопросамъ наслѣдственности.

Изъ громаднаго относящагося сюда матеріала мы остановились пока лишь на двухъ вопросахъ, именно, на такъ называемой теоріи мутацій и на вопросѣ о предѣлахъ приложимости къ явленіямъ наслѣдственности законовъ, открытыхъ около 50 лѣтъ тому назадъ Менделемъ и носящихъ теперь его имя. Вѣрные общей программѣ „Новыхъ идей въ біологіи“, какъ она была формулирована въ предисловіи къ первому сборнику, именно, „знакомить читателей съ новѣйшими теченіями въ наукѣ путемъ объективнаго сопоставленія различныхъ мнѣній“, мы попытались дать освѣщеніе каждаго вопроса съ различныхъ сторонъ.

Теоріи мутацій посвящены двѣ статьи: основателя этой теоріи де-Фриза, въ которой онъ излагаетъ современное положеніе вопроса, и одного изъ наиболѣе видныхъ противниковъ его, именно, Плате.

Что касается менделизма, то знакомство съ его главными положеніями, правиломъ преобладанія и за-

кономъ расщепленія, а также рядомъ вытекающихъ изъ нихъ выводовъ получило уже среди русской читающей публики слишкомъ широкое распространеніе, чтобы этому стоило посвящать спеціальную статью. Вмѣсто того мы даемъ переводъ одной изъ наиболѣе извѣстныхъ полемическихъ статей противъ широкаго распространенія менделизма на всѣ случаи наслѣдственности, принадлежащей Гроссу. Несмотря на то, что во многомъ съ нимъ трудно согласиться, нѣкоторыя мысли автора заслуживаютъ самаго серьезнаго вниманія. Рядомъ со статьей Гросса помѣщена статья Лотси, который, напротивъ, сводитъ всѣ явленія гибридизаціи къ менделевскимъ законамъ и даже эволюцію организмовъ склоненъ разсматривать, какъ результатъ цѣлаго ряда скрещиваній. Наконецъ, послѣдняя статья сборника посвящена вопросу о видовыхъ гибридахъ, изученіе которыхъ особенно важно для установленія степени универсальности законовъ Менделя.

Предлагаемый вниманію читателей сборникъ составленъ при ближайшемъ участіи приватъ-доцента С.П.Б. Университета Ю. А. Филипченко.

Гуго де-Фризъ.

Мутаціи въ ученіи о наслѣдственности [1]).

Десять лѣтъ прошло со времени появленія обѣихъ частей моей „Мутаціонной теоріи“. Въ то время господствовало и казалось почти неоспоримымъ представленіе, будто совсѣмъ небольшія, часто даже незамѣтныя уклоненія отъ типа, накопляясь постепенно, создаютъ видовые признаки, а за ними и болѣе глубокія различія—между родами и высшими систематическими группами. Это представленіе лежало въ основѣ какъ дарвиновскаго ученія объ естественномъ отборѣ, такъ и теорій непосредственнаго воздѣйствія окружающей среды и ортогенеза, а также многочисленныхъ другихъ гипотезъ. Оно всецѣло признавалось и въ области сельскаго хозяйства и, собственно, только въ садоводствѣ фактъ неожиданнаго появленія разновидностей былъ давно уже извѣстенъ садоводамъ-практикамъ.

Въ противоположность этимъ воззрѣніямъ я попытался показать, что появленіе новыхъ формъ, какъ въ природѣ, такъ и въ условіяхъ искусственнаго разведенія, происходитъ какъ разъ по образцу садовыхъ разновидностей, и что все филогенетическое развитіе

[1]) H. de Vries. Die Mutationen in der Erblichkeitslehre. Berlin. 1912.

растительнаго царства происходило путемъ слѣдовавшихъ одинъ за другимъ небольшихъ скачковъ. Чрезвычайная медленность развитія, которую прежде принимали, требовала безконечнаго промежутка времени для своего осуществленія; ученіе же о мутаціяхъ снова вводило біологическое время въ тѣ рамки, которыя были установлены физиками и геологами для продолжительности существованія жизни на землѣ.

Исходнымъ пунктомъ новой точки зрѣнія было установленіе различія между двумя основными типами измѣнчивости: именно между флюктуаціями и мутаціями. Я вывелъ это положеніе изъ переработанной мною дарвиновской гипотезы пангенезиса и убѣдился въ его эмпирической правильности на цѣломъ рядѣ опытовъ. Основываясь на этихъ теоретическихъ соображеніяхъ и экспериментальныхъ изслѣдованіяхъ, я формулировалъ свою мутаціонную теорію слѣдующимъ образомъ: „Свойства организмовъ вызываются рѣзко обособленными другъ отъ друга наслѣдственными единицами. Эти свойства могутъ соединяться въ группы, обусловливая одинаковыя свойства у родственныхъ видовъ. Но переходовъ, подобныхъ тѣмъ, которые въ такомъ количествѣ наблюдаются во внѣшнихъ формахъ растеній и животныхъ, между наслѣдственными единицами не существуетъ такъ-же, какъ не существуетъ ихъ между молекулами въ химіи".

Измѣненія въ количествѣ и положеніи этихъ единицъ, равно какъ и въ ихъ взаимныхъ соединеніяхъ, которыя теперь часто называютъ сцѣпленіями, и составляютъ область мутаціонной измѣнчивости. Эти измѣненія образуютъ прерывистыя варіаціи, при чемъ измѣненія во внѣшнемъ видѣ организмовъ возникаютъ въ видѣ скачковъ. Эти скачки по большей части очень малы, но съ самаго начала своего возникновенія такія измѣненія наслѣдственны, не образуя никакихъ перехо-

довъ или промежуточныхъ ступеней между собою. Одновременно съ этимъ отдѣльные органы варіирують частью въ величинѣ или объемѣ, частью въ числѣ. При этомъ они слѣдуютъ законамъ теоріи вѣроятностей и находятся въ зависимости отъ внѣшнихъ факторовъ, которая выражается въ томъ, что благопріятныя условія вызываютъ измѣненія въ одномъ направленіи, неблагопріятныя—въ другомъ. Это и является флюктуирующей измѣнчивостью или флюктуаціями. Ея законы, послѣ работъ Кветле, открывшихъ путь для ея дальнѣйшаго изслѣдованія, изучались очень подробно и въ настоящее время въ большей своей части выяснены. Явленія флюктуацій обусловливаются, съ одной стороны, внутренними, съ другой—внѣшними причинами. Первыя зависятъ отъ характера наслѣдственныхъ единицъ и опредѣляютъ, что вообще можетъ возникнуть; внѣшніе-же факторы управляютъ временемъ появленія флюктуацій и степенью удаленія ихъ отъ средней величины данной особенности.

Мутаціи тоже, какъ я это особенно подчеркивалъ, зависятъ и отъ внутреннихъ и отъ внѣшнихъ причинъ. Только изученіе этого здѣсь представляетъ гораздо бо̀льшія трудности, чѣмъ у флюктуацій. Мои опыты позволяютъ сказать лишь въ видѣ самаго общаго положенія, что мутаціонная измѣнчивость въ благопріятныхъ условіяхъ становится значительно большей, чѣмъ въ неблагопріятныхъ. Соотвѣтственно этому слѣдуетъ принять, что въ природѣ образованіе новыхъ видовъ вызывается не суровой борьбой за существованіе, но, напротивъ, благопріятными условіями жизни. Борьба за существованіе сказывается впервые только послѣ появленія новыхъ наслѣдственныхъ формъ; она требуетъ безконечно меньшее количество жертвъ, нежели это склонны были думать раньше, основываясь на прежнихъ теоріяхъ.

Ученіе о свойствахъ и наслѣдственныхъ единицахъ пріобрѣло себѣ за эти десять лѣтъ прочное положеніе въ наукѣ. Оно перенесло относящіяся къ нашему вопросу проблемы изъ области спекуляціи въ область эксперимента и вызвало къ жизни и ко всеобщему признанію забытое до того времени ученіе Менделя о расщепленіи гибридовъ. Господствовавшее представленіе о постепенномъ переходѣ одного признака въ другой путемъ цѣлаго ряда безконечно малыхъ ступеней не позволяло оцѣнить по достоинству значеніе опытовъ Менделя. Однако, теорія пангенезиса привела меня къ опытамъ гибридизаціи, которые вполнѣ подтвердили старыя изслѣдованія Менделя и пролили яркій свѣтъ на ихъ принципіальное значеніе. А такъ какъ, затѣмъ, въ области гибридизаціи оказалось гораздо легче изучать наслѣдственныя единицы, чѣмъ изслѣдуя мутаціонную измѣнчивость, то изслѣдованія послѣднихъ десяти лѣтъ пошли именно въ этомъ направленіи.

Теорія мутацій отнюдь не претендуетъ занять мѣсто ученія Дарвина объ отборѣ: она представляетъ изъ себя лишь дальнѣйшій шагъ въ нашемъ знакомствѣ съ этими вопросами. Ученіе объ отборѣ ставило своей цѣлью выясненіе происхожденія всего многообразія формъ живыхъ существъ и ихъ отношеній къ окружающей средѣ. Оно достигло въ этомъ направленіи отличныхъ результатовъ, но имѣетъ тотъ недостатокъ, что слишкомъ легко приводитъ къ поэтическимъ спекуляціямъ, лишь только дѣлается попытка примѣненія общей точки зрѣнія къ частнымъ случаямъ. Дѣйствительно, въ этихъ случаяхъ многіе авторы слишкомъ легко удовлетворяются гипотетическими предположеніями. — Мутаціонная теорія занимается вопросомъ о происхожденіи того матеріала, съ которымъ имѣетъ дѣло естественный отборъ. Во времена

Дарвина еще не знали различія между флюктуаціями и мутаціями; едва лишь оно сдѣлалось извѣстнымъ, какъ стало ясно, что только мутаціи могутъ доставлять такой матеріалъ. Этимъ устранялись одновременно многочисленныя затрудненія, которыя все еще стояли на пути дарвиновскаго ученія.

Среди тѣхъ, кто съ самаго начала, хотя бы съ нѣкоторыми оговорками, стали въ ряды сторонниковъ новаго ученія, я назову, прежде всего, Страсбургера, который уже въ 1902 году писалъ, „что образованіе видовъ имѣетъ свой исходный пунктъ не въ флюктуирующей измѣнчивости, а въ мутаціяхъ", и что именно „для выясненія положенія организмовъ въ естественной системѣ главнымъ критеріемъ является высота развитія, достигнутая путемъ мутаціи". За нимъ послѣдовало большинство ботаниковъ, хотя многіе изъ нихъ становились на иную точку зрѣнія при рѣшеніи вопроса о происхожденіи приспособленія видовъ къ внѣшнимъ условіямъ.

Изъ палэонтологовъ первымъ заявилъ себя рѣшительнымъ приверженцемъ мутаціонной теоріи Чарльзъ Уайтъ. За нимъ послѣдовали вскорѣ самые выдающіеся его собратья по наукѣ, и, пожалуй, нигдѣ признаніе принципа внезапнаго возникновенія видовъ не было болѣе полнымъ, чѣмъ въ области геологіи. Здѣсь многіе извѣстные факты совсѣмъ несовмѣстимы съ ученіемъ о крайне медленномъ движеніи развитія, по отношенію какъ къ растительному, такъ и къ животному міру; въ то же время другіе находятъ, что „степень мутаціонной измѣнчивости видовъ въ разные періоды ихъ существованія не была все время одной и той же, а подвергалась очень замѣтнымъ измѣненіямъ". Это вполнѣ согласуется съ формулированнымъ мною взглядомъ на мутаціонные періоды.—Живыя существа до кембрійскаго періода намъ совершенно неиз-

вѣстны; въ этомъ же періодѣ появляются сразу, какъ-бы по одному мановенію, всѣ главные типы животнаго царства, за исключеніемъ позвоночныхъ. Только очень сложныя гипотезы могутъ объяснить этотъ фактъ на почвѣ стараго ученія о медленности развитія. Чрезвычайно богатая флора относится къ каменноугольному періоду; она появилась, однако, и исчезла почти внезапно. Съ другой стороны, нѣкоторыя формы въ теченіе долгихъ геологическихъ періодовъ вообще не были подвержены дѣйствію естественнаго отбора, какъ напримѣръ, родъ Unio среди моллюсковъ, который дошелъ до насъ неизмѣненнымъ съ мезозойской эры. Въ третичныхъ отложеніяхъ Флориды, по Даллю, имѣются многочисленные виды двустворчатыхъ моллюсковъ, которые переходятъ затѣмъ безъ измѣненія изъ одного періода въ другой, а нѣкоторые встрѣчаются такими же и теперь. Развитіе млекопитающихъ во время третичнаго періода было чрезвычайно быстрымъ, слишкомъ быстрымъ для того, чтобы оно могло достаточно удовлетворительнымъ образомъ согласоваться со старымъ ученіемъ. Въ такой-же степени это относится къ птицамъ, рыбамъ, явнобрачнымъ растеніямъ и ко многимъ другимъ меньшимъ, группамъ. Все это говоритъ противъ незамѣтной и медленной и въ пользу шедшей скачками и относительно-быстрой эволюціи. Однако, я не могу здѣсь болѣе подробно касаться всѣхъ соображеній Уайта.

Въ области зоологіи старое и новое воззрѣнія еще борются другъ съ другомъ. Напримѣръ, Губрехтъ, въ извѣстной теоріи котораго о происхожденіи млекопитающихъ мутаціонное ученіе находитъ себѣ полное примѣненіе, защищаетъ новый взглядъ, тогда какъ Плате упорно держится стараго представленія, опираясь, главнымъ образомъ, на явленія приспособленія.

Наконецъ, въ области сельскаго хозяйства новое

ученіе находитъ себѣ поддержку въ изслѣдованіяхъ директора шведской опытной станціи въ Свалёфѣ Нильссона. Послѣдній доказалъ рядомъ обстоятельныхъ опытовъ, что отборъ флюктуирующихъ признаковъ не имѣетъ никакой цѣны для цѣлей улучшенія расы и что единственно имѣетъ значеніе выборъ обособленныхъ элементарныхъ видовъ. Его методъ, благодаря своимъ неожиданнымъ результатамъ, такъ-же какъ и его общее освѣщеніе вопроса пріобрѣли за послѣдніе годы широкое признаніе въ сельскохозяйственныхъ кругахъ, и на практикѣ медленный отборъ сталъ замѣняться во многихъ случаяхъ выборомъ отдѣльныхъ материнскихъ растеній.

Однако, и теперь новое ученіе оспаривается еще очень горячо. Прежде чѣмъ я перейду къ разсмотрѣнію отдѣльныхъ возраженій, я хотѣлъ-бы указать на два новѣйшихъ и наилучшихъ критическихъ сочиненія по этому вопросу. На нѣмецкомъ языкѣ появилась „Теорія развитія“ Бюкерса [1]), которая содержитъ обстоятельное и подробное критическое разсмотрѣніе всѣхъ аргументовъ за и противъ мутаціонной теоріи, выдвинутыхъ ея защитниками и противниками. На французскомъ языкѣ имѣется книга Л. Блaрингема „Рѣзкія измѣненія живыхъ существъ“ (Transformations brusques des êtres vivants [2]), въ которой онъ, съ одной стороны, даетъ общій критическій обзоръ, съ другой-же, путемъ разсмотрѣнія и перечисленія многочисленныхъ новыхъ мутацій съ подробнымъ ихъ описаніемъ, существенно способствуетъ построенію зданія новой теоріи.

Очень часто можно услышать мнѣніе, что теорія мутаціи выведена изъ ученія о гибридахъ. Другіе въ

[1]) P. G. Buckers. Abstammungslehre. Leipzig. 1909.

[2]) Bibliothèque de Philosophie scientifique. Paris. E. Flammarion. 1911.

свою очередь высказываютъ предположеніе, что меня привели къ этой теоріи мои опыты съ Oenothera Lamarckiana. И то и другое ошибочно, какъ съ исторической, такъ и съ логической стороны. Мутаціонная теорія есть дѣтище гипотезы пангенезиса. Въ этой гипотезѣ Дарвинъ установилъ понятіе о наслѣдственныхъ единицахъ, которыя онъ назвалъ геммулами. Онъ представлялъ себѣ эти геммулы, какъ опредѣленныя видимыя (т.-е. матеріальныя) частицы организма или клѣтки. По моему-же представленію, наслѣдственныя единицы являются свойствами, отъ общаго дѣйствія которыхъ осуществляется весь видъ и строеніе индивидуума, при чемъ каждая единица можетъ проявлять свое дѣйствіе въ различныхъ частяхъ организма. Это воззрѣніе привело меня, какъ я уже выше упомянулъ, къ установленію различія между двумя основными типами измѣнчивости, и, чтобы выяснить сущность этого различія, я обратился, съ одной стороны, къ изученію измѣнчивости, съ другой—къ опытамъ скрещиванія. Опыты для изслѣдованія измѣнчивости охватили болѣе сотни различныхъ видовъ, изъ которыхъ большинство обнаружило мутаціонную измѣнчивость лишь въ какомъ-нибудь одномъ направленіи (Linaria, Dahlia, Chrysanthemum, Dracocephalum и т. д.), и лишь одинъ видъ, Oenothera Lamarckiana, обладала, такъ сказать, разносторонней измѣнчивостью этого типа, давшей богатый матеріалъ для дальнѣйшихъ опытовъ. Тщательное критическое разсмотрѣніе всѣхъ подобныхъ фактовъ, собранныхъ изъ областей сельскаго хозяйства, садоводства, тератологіи и другихъ дисциплинъ, такъ-же, какъ и незадолго до того опубликованныя работы Коржинскаго убѣдили меня въ правильности моей точки зрѣнія.

Другое широко распространенное мнѣніе, будто-бы мутаціонная теорія противорѣчитъ ученію объ отборѣ,

находится въ рѣзкомъ несогласіи съ нимъ или даже совсѣмъ его устраняетъ, является столь-же ошибочнымъ, какъ и первое. Я уже говорилъ, что великой заслугой Дарвина является стремленіе объяснить эволюцію органическаго міра въ ея какъ самыхъ общихъ, такъ и самыхъ частныхъ, единичныхъ, проявленіяхъ, исключительно на основаніи эмпирически-познанныхъ фактовъ. Средствомъ для этого ему служили борьба за существованіе и переживаніе наиболѣе приспособленныхъ, т.-е. такъ называемый естественный отборъ. Вопросъ о томъ, какъ возникаетъ тотъ матеріалъ, который даетъ пищу этому естественному отбору, также обстоятельно изучался Дарвиномъ, но его рѣшеніе этого вопроса, при недостаточномъ знакомствѣ съ явленіями измѣнчивости въ то время, не могло удовлетворить даже многихъ его современниковъ. И вотъ на мѣсто этого слабаго пункта теоріи Дарвина и становится мутаціонная теорія. Ея задачей не является объясненіе происхожденія формъ. Она основывается на томъ положеніи, что измѣненія возникаютъ въ такъ называемой зародышевой плазмѣ, что они заключаются уже въ одной или въ обѣихъ половыхъ клѣткахъ передъ ихъ соединеніемъ (оплодотвореніемъ) и только впослѣдствіи проявляются во внѣшнемъ видѣ организма. Хотя эти измѣненія какъ-будто подчиняются внѣшнимъ причинамъ, напримѣръ, питанію и т. д., но по существу не стоятъ отъ этихъ внѣшнихъ воздѣйствій ни въ какой, по крайней мѣрѣ, ни въ какой намъ извѣстной причинной зависимости. Очень распространенныя прежде и не оставленныя еще и теперь теоріи пріурочиваютъ возникновеніе измѣненій къ растущимъ или уже достигшимъ окончательнаго развитія органамъ, при чемъ сторонники этой точки зрѣнія думаютъ, что только вторичнымъ путемъ эти измѣненія переносятся потомъ въ половые продукты.

Значеніе каждой новой теоріи часто въ значительной степени зависитъ отъ ея примѣнимости за предѣлами ея собственной экспериментальной области. Общія точки зрѣнія часто бываютъ важнѣе самихъ фактовъ. Въ этомъ отношеніи мутаціонная теорія имѣетъ то преимущество, что она такъ же, какъ и прежнее ученіе, а часто и гораздо лучше его, годится для объясненія явленій приспособленія. На этомъ пунктѣ, впрочемъ, я остановлюсь еще дальше.

Эмпирическая основа новаго ученія заключается въ различіи между флюктуаціями и мутаціями. Флюктуація—это обыкновенная, индивидуальная, постепенная или непрерывная измѣнчивость; она, какъ это зналъ уже Дарвинъ, распространена болѣе или менѣе повсюду. Мутаціи появляются, напротивъ, лишь очень рѣдко, большею частью въ единственномъ числѣ, но иногда и группами, и благодаря имъ возникаютъ сразу формы, рѣзко, хотя и не всегда далеко, уклоняющіяся отъ материнской формы. Такое положеніе вещей было признано многими изслѣдователями, и въ одномъ изъ новѣйшихъ учебниковъ Карстенъ такъ резюмируетъ общій выводъ изъ различныхъ мнѣній. „Отъ флюктуирующей измѣнчивости рѣзко отличается внезапная измѣнчивость или мутація, которая проявляется на подобіе скачковъ и сразу вызываетъ наслѣдуемыя различія" [1]).

И если самый горячій противникъ моего воззрѣнія Плате въ концѣ своей лекціи о наслѣдственности и эволюціонной теоріи говоритъ, что „филетическое развитіе прерывисто въ измѣненіяхъ детерминантовъ, но въ большинствѣ случаевъ непрерывно въ видимыхъ проявленіяхъ этихъ измѣненій", то этимъ онъ полностью подтверждаетъ принципъ мутаціонной теоріи.

---

1) Nussbaum. Karsten und Weber. Lehrbuch der Biologie für Hochschulen. Leipzig. 1911.

Флюктуаціи суть количественныя варіаціи, мутаціи же имѣютъ качественный характеръ. Первыя при дѣйствіи отбора не приводятъ къ образованію постоянныхъ расъ, вторыя съ самаго начала наслѣдственны и постоянны. Этотъ принципъ выдвинулъ на первое мѣсто интересъ къ элементарнымъ видамъ. Изслѣдованія Іордана, Де-Бари и многихъ другихъ изслѣдователей не были въ состояніи убѣдить ни біологовъ, ни систематиковъ въ томъ, что линнеевскіе виды на самомъ дѣлѣ суть сборные виды и что настоящими естественными единицами являются именно элементарные виды. Возникновеніе такого сборнаго вида никто, разумѣется, наблюдать не можетъ, такъ какъ самое понятіе это, по крайней мѣрѣ отчасти, искусственно, а образованіе новыхъ элементарныхъ видовъ теперь сдѣлалось уже объектомъ прямыхъ наблюденій. Одинъ изъ самыхъ старыхъ доводовъ противъ всего эволюціоннаго ученія является, такимъ образомъ, окончательно устраненнымъ. Въ чисто описательной области принципъ этотъ признается теперь такъ широко, что подвергается даже сомнѣнію цѣнность такъ называемыхъ типичныхъ экземпляровъ, если не всѣ они происходятъ отъ одного единственнаго индивида. Вѣдь во многихъ мѣстахъ встрѣчается часто одновременно два или даже нѣсколько элементарныхъ видовъ, и простое собираніе ряда особей легко можетъ привести къ тому, что типъ, считаемый за чистый, въ дѣйствительности является двойнымъ. Келлерманъ и Свингль выставляютъ поэтому упомянутое выше требованіе и предлагаютъ для удовлетворяющихъ ихъ типическихъ экземпляровъ терминъ „меротипы“.

Одной изъ наибольшихъ трудностей для дарвиновскаго ученія объ отборѣ является то обстоятельство, что измѣненія, которыя полезны ихъ обладателю при довольно сильномъ ихъ развитіи, не могутъ играть

никакой роли для жизни организма, когда находятся еще въ зачаточномъ состояніи, равно какъ и во время послѣдующаго продолжительнаго періода медленнаго отбора. Это возраженіе усиленно выдвигалось многочисленными изслѣдователями, но за послѣднія десять лѣтъ почти всѣ согласились съ тѣмъ, что оно вполнѣ устраняется мутаціонной теоріей.

Однимъ изъ важнѣйшихъ положеній являлось для Дарвина сравненіе сельско-хозяйственнаго отбора съ процессами, происходящими въ природѣ. Къ сожалѣнію, данныя заводчиковъ были безусловно недостаточны, чтобы дать возможность глубже проникнуть въ это сравненіе. Благодаря громадному фактическому матеріалу Дарвину удалось сдѣлать аналогію между искусственнымъ и естественннымъ отборомъ, стоящей внѣ всякаго сомнѣнія, и мнѣ кажется, что именно доказательство этого было однимъ изъ могущественнѣйшихъ рычаговъ, вызвавшихъ такъ скоро общее сочувствіе къ его теоріи. Однако, заводчики и сельскіе хозяева невѣрно понимали самую сущность своего метода, и это невѣрное представленіе проникло и въ теорію естественнаго отбора. Только сравненіе классическихъ и глубоко научныхъ опытовъ разведенія Римпо (Rimpau) съ открытіями Нильссона привело меня,—хотя и нѣсколько поздно, къ правильной точкѣ зрѣнія въ этомъ вопросѣ. Теперь ясно, что Римпо, хотя онъ и полагалъ, что имъ отбирались наиболѣе богатые зернами колосья однородной расы, на самомъ дѣлѣ выбиралъ наилучшіе элементарные виды изъ богатаго формами нечистаго матеріала. Изъ нихъ онъ постепенно удалялъ затѣмъ въ теченіе 10—20-лѣтней культуры всѣ тѣ формы, которыя вслѣдствіе какихъ-либо дефектовъ отставали въ качествѣ отъ самыхъ лучшихъ, и, наконецъ, остался обладателемъ только этихъ послѣднихъ. Вся порода была теперь совершенно

чистой и не обнаруживала возвратовъ (атавизмовъ), какъ это подтвердили и культуры Шрибо въ сѣверной Франціи. Теперь этотъ принципъ нашелъ себѣ общее признаніе; если провести его и въ дарвиновское сравненіе искусственнаго отбора съ естественнымъ, то окажется, что и послѣдній имѣетъ дѣло съ уже готовыми элементарными видами, возникшими путемъ имѣвшихъ мѣсто прежде мутацій.

Теперь я перехожу къ разсмотрѣнію двухъ очень важныхъ теорій, которыя пріобрѣли себѣ прочное положеніе на-ряду съ дарвиновскимъ ученіемъ объ отборѣ и еще и теперь защищаются различными изслѣдователями. Это—ученіе объ ортогенезѣ и неоламаркизмъ, или теорія прямого воздѣйствія. Первая теорія опирается на эволюцію главныхъ вѣтвей генеологическаго дерева растительнаго и животнаго міра, вторая,—на приспособленія въ конечныхъ развѣтвленіяхъ этого дерева. Обѣ, на мой взглядъ, ни въ коемъ случаѣ не противорѣчатъ мутаціонному ученію, ибо онѣ затрагиваютъ уже иную область. Это всего яснѣе вытекаетъ изъ того любопытнаго обстоятельства, что приверженцы ортогенеза признаютъ новое ученіе вѣрнымъ по отношенію къ приспособленіямъ, тогда какъ нео-ламаркисты, наоборотъ, ограничиваютъ его область происхожденіемъ главныхъ группъ организмовъ. Всѣ они признаютъ мутаціонный процессъ за нормальный способъ возникновенія видовъ и дѣлаютъ исключеніе лишь для изучаемой ими области явленій.

Прежде чѣмъ ближе коснуться этого пункта, мнѣ кажется необходимымъ освѣтить здѣсь установленное еще Нэгели различіе между особенностями организаціи и таковыми же приспособленіями. Первыя — это признаки семействъ и болѣе древнихъ группъ; онѣ возникли въ древнія геологическія эпохи, о климатѣ и жизненныхъ условіяхъ которыхъ мы имѣемъ,

правда, во многихъ случаяхъ самыя общія представленія, но объ отношеніи ихъ къ условіямъ существованія отдѣльныхъ видовъ, о тѣхъ требованіяхъ, которыя предъявляла борьба за существованіе тѣхъ временъ къ организмамъ, слѣдовательно, и относительно возможностей, которыми обладали они для развитія въ высшія формы подъ вліяніемъ существовавшихъ тогда условій; обо всемъ этомъ у насъ могутъ быть лишь поэтическія представленія [1]).

Итакъ, организаціонные признаки должны были возникнуть способомъ, существенно отличающимся отъ того, который привелъ къ созданію признаковъ приспособленія. При образованіи первыхъ важнѣйшую роль играли внутреннія причины, тогда какъ вторые созидались преимущественно подъ вліяніемъ внѣшнихъ факторовъ. При этомъ особенности приспособленія ограничиваются наиболѣе новыми по происхожденію свойствами, какъ то указываетъ одинъ изъ выдающихся представителей нео-ламаркизма фонъ-Веттштейнъ, говоря: „Насколько позволяютъ намъ судить наши познанія, мы можемъ признать, что путемъ прямого приспособленія не возникаетъ ничего абсолютно новаго, а только происходитъ усиленіе или ослабленіе какой-нибудь уже имѣвшейся особенности. Къ этому онъ добавляетъ не менѣе важное замѣчаніе, что послѣ продолжительнаго дѣйствія приспособленія, особенно при вымираніи всѣхъ переходныхъ формъ, и черты приспособительнаго характера могутъ производить впечатлѣніе „существенныхъ отклоненій".

---

[1]) Это выраженіе не можетъ быть поставлено мнѣ въ упрекъ. Напротивъ, я часто пользуюсь подобнымъ поэтическимъ способомъ изложенія, разсчитывая при этомъ, что и мои читатели будутъ принимать его лишь за таковой. Критическія сочиненія, въ которыхъ критикъ просматривалъ это обстоятельство, очень часто забавляли меня.

Признаки организаціи и приспособленія, однако, не охватываютъ, повидимому, всей совокупности систематическихъ различій. Первые ограничены различіями между большими группами и для нихъ характерно, что они не имѣютъ, по крайней мѣрѣ, въ настоящее время отношенія къ борьбѣ за существованіе. Вторые являются признаками позднѣйшихъ систематическихъ группъ, слѣдовательно, видовъ и элементарныхъ видовъ. Между этими обѣими категоріями признаковъ находится глубокая пропасть, въ которой, скрыты, однако, наиболѣе важныя для эволюціонной теоріи особенности. Большія и вмѣстѣ съ тѣмъ очень старыя группы въ родѣ кактусовъ (Cactaceae) или молочайныхъ (Euphorbiaceae) обнаруживаютъ часто очень хорошо замѣтныя приспособленія къ очень своеобразнымъ условіямъ жизни. Однако, эти приспособленія не являются ни свойствами организаціи по Нэгели, ни особенностями приспособленія въ смыслѣ Веттштейна. Мнѣ представляется неизбѣжнымъ поэтому выдѣлить ихъ въ особую группу, для которой я буду употреблять названіе: „признаки спеціализаціи". Относящіяся къ этой группѣ особенности встрѣчаются у растеній, которыя рѣзко дифференцированы въ строго опредѣленныхъ направленіяхъ, но является ли эта спеціализація для нихъ полезной или только лишь безвредной, это вопросъ, который представляетъ большія трудности для эмпирическаго изслѣдованія. На непосвященнаго она производитъ впечатлѣніе хорошо выраженнаго приспособленія.

Сущность какъ ортогенеза, такъ и прямого воздѣйствія для насъ одинаково неясна, какъ это подчеркиваетъ, особенно по отношенію къ послѣднему, Вармингъ. Онъ признаетъ опредѣленное соотношеніе между внѣшними факторами и полезностью вызванныхъ ими варіацій, но это соотношеніе само

„очень темной природы". При такомъ положенiи вещей вполнѣ можно принять, что прямое приспособленiе не есть особая мистическая сила природы, но, наоборотъ, слагается само изъ совмѣстнаго дѣйствiя многихъ факторовъ. Въ этомъ случаѣ становится возможнымъ и анализъ этой „силы" и, какъ мнѣ кажется, могучимъ орудiемъ для него является „мутацiонная теорiя. Въ нѣсколько видоизмѣненной формѣ то же самое справедливо и для ортогенеза. По поводу послѣдняго Культеръ говоритъ слѣдующее: прежде казалось вполнѣ вожможнымъ считать его за „мистическiй принципъ, присущiй органической жизни", или за особую внутреннюю силу, дающую направленiе измѣнчивости, но въ послѣднее время, послѣ того, какъ интересъ къ роли жизненныхъ условiй, т.-е. внѣшнихъ факторовъ, въ явленiяхъ измѣнчивости выдвинулся на первый планъ, мы уже не можемъ удовлетворяться прежнимъ пониманiемъ. Однако, все же остается весьма неяснымъ, какимъ способомъ дѣйствуютъ внѣшнiе факторы и какова ихъ природа. И къ этому онъ присовокупляетъ то соображенiе, которое я высказалъ уже выше, именно, что естественный отборъ, мутацiя и ортогенезъ ни въ коемъ случаѣ не исключаютъ другъ друга.

Разсмотримъ теперь каждую изъ этихъ трехъ группъ явленiй въ отдѣльности. Для ортогенеза мы ограничимся лишь двумя пунктами. Во-первыхъ, не исключена возможность, что не измѣнчивость, а отборъ могъ дѣйствовать въ опредѣленные геологическiе перiоды въ одномъ и томъ же направленiи. Хотя мы, какъ уже было упомянуто выше, слишкомъ мало знаемъ объ условiяхъ борьбы за существованiе въ тѣ отдаленныя эпохи, тѣмъ не менѣе такая возможность, мнѣ кажется, не должна быть сразу отвергнута. Если мы это признаемъ, то окажется, что

измѣнчивость и тогда не имѣла какого-либо опредѣленнаго направленія; если же отвергнемъ, то остается открытымъ второй вопросъ: носила-ли дѣйствовавшая въ такомъ опредѣленномъ направленіи измѣнчивость характеръ флюктуацій или же мутацій. А такъ какъ первыя только отклоняютъ немного въ ту или другую сторону уже имѣвшееся до того свойство, то въ этомъ случаѣ можно было бы прямо говорить о слѣдовавшихъ одна за другой, возникавшихъ въ опредѣленныхъ направленіяхъ, мутаціяхъ. Это же въ общихъ чертахъ совпадаетъ съ допущеніемъ не имѣвшихъ никакого опредѣленнаго направленія мутацій, такъ какъ всѣ измѣненія, оказывавшіяся въ послѣднемъ случаѣ вредными, должны были бы скоро исчезнуть. Какъ бы то ни было, мнѣ остается только указать на то, что и въ этой гипотетической и въ значительной степени зависящей отъ собственнаго вкуса области мутаціонная теорія имѣетъ наибольшую возможность приспособиться къ нашимъ относящимся сюда свѣдѣніямъ безъ построенія дальнѣйшихъ гипотезъ. При этомъ я могъ бы напомнить, что именно для ортогенетическихъ рядовъ развитія палэонтологами всецѣло признается мутаціонный процессъ. Пониманіе ортогенеза, какъ ряда направляемыхъ ортогенетическимъ отборомъ мутацій, кажется мнѣ наиболѣе подходящимъ.

Что особенности приспособительнаго характера могли возникнуть не посредствомъ отбора, а лишь путемъ прямого воздѣйствія, прежде часто заключали изъ того обстоятельства, что очень небольшія уклоненія не могутъ представлять ни малѣйшаго преимущества въ борьбѣ за существованіе и что поэтому естественный отборъ не можетъ здѣсь играть съ самаго начала никакой роли. Эта трудность, какъ извѣстно, вполнѣ устраняется мутаціоннымъ ученіемъ,

что теперь и признается большинствомъ авторовъ. Дѣлались попытки и иныхъ объясненій. Такъ, по Веттштейну достаточно одного прямого приспособленія, въ то время какъ Страсбургеръ полагаетъ, что оно всегда должно сопровождаться отборомъ, чтобы увѣнчаться успѣхомъ. Въ этомъ случаѣ вся эта теорія становится совершенно излишней.

Мы должны особенно отмѣтить здѣсь два возраженія. Во-первыхъ, приводимые въ діагнозахъ видовъ признаки фактически почти во всѣхъ случаяхъ не являются приспособленіями и, во-вторыхъ, у очень многихъ авторовъ можно встрѣтить постоянное смѣшеніе пластичности съ филогенетическимъ приспособленіемъ.

Если во время экскурсій или при опредѣленіи растеній разсмотрѣть вопросъ о полезности признаковъ, приводимыхъ въ опредѣлительныхъ таблицахъ, то скоро мы убѣдимся въ томъ, что указываемыя въ нихъ свойства по большей части лишены какой-бы то ни было пользы, или что только лишь путемъ сильнаго воображенія можно подыскать для нихъ какую-нибудь полезную роль. Ranunculus bulbosus и R. Philonotis имѣютъ отогнутую чашечку, Myosotis versicolor открываетъ свои цвѣты раньше, чѣмъ вѣнчикъ окрасился въ голубой цвѣтъ, у Viola arvensis чашелистики длиннѣе лепестковъ, зонтичныя различаются другъ отъ друга присутствіемъ или отсутствіемъ общей и частичной обвертки, Spergula Morisonii имѣетъ узкое кольцо вокругъ сѣмени, многіе виды Taraxacum безполы и т. д. до безконечности. Къ чему служатъ эти особенности? Отвѣтъ почти всегда можетъ быть одинъ: ни къ чему, такъ какъ ближайшіе виды могутъ существовать такъ же хорошо, не обладая такими признаками. Въ еще большей степени относится это къ элементарнымъ видамъ, а также, по Виллису, къ энде-

мическимъ формамъ, если они не носятъ остаточнаго (реликтоваго) характера, а растутъ среди своихъ предполагаемыхъ предковъ. Часто также составляютъ себѣ и совершенно невѣрныя представленія о полезности различныхъ признаковъ. Красная окраска цвѣтовъ должна привлекать опредѣленныхъ насѣкомыхъ и потому полезна; на самомъ же дѣлѣ очень часто она является лишь внѣшнимъ и чисто мѣстнымъ выраженіемъ дѣйствующаго въ организмѣ вообще свойства. Многія разновидности съ бѣлыми цвѣтами оказываются слабѣе въ борьбѣ за существованіе, нежели окрашенныя формы, и въ природѣ они исчезаютъ нерѣдко сейчасъ же за ихъ появленіемъ. И эта борьба часто происходитъ во время вегетативной жизни, независимо отъ явленій оплодотворенія: красные и синіе экземпляры многолѣтнихъ видовъ еще живутъ, тогда какъ имѣвшіе бѣлые цвѣты давно уже погибли.

Рѣшающую роль въ борьбѣ за существованіе между Ranunculus bulbosus и R. Philonotis играютъ незамѣтныя на гербарныхъ экземплярахъ различія, а предпочтеніе однимъ видомъ сухихъ, а другимъ влажныхъ мѣстностей. Подобные случаи очень часты, встрѣчаются даже значительно чаще случаевъ полезности элементарныхъ признаковъ, не образованныхъ совокупнымъ дѣйствіемъ многихъ свойствъ.

Случаи, въ которыхъ образованіе видовъ приписывается прямому воздѣйствію, какъ правило, объясняются такъ-же легко мутаціей, какъ и накопленіемъ мельчайшихъ измѣненій. Фонъ-Веттштейнъ въ качествѣ примѣра приводитъ сезонный диморфизмъ. Нѣкоторыя растенія альпійскихъ луговъ встрѣчаются въ видѣ двухъ элементарныхъ видовъ, изъ которыхъ одинъ производитъ сѣмена раньше лѣтнихъ покосовъ, тогда какъ другой начинаетъ свой усиленный ростъ только послѣ нихъ. Покуда еще не знали значенія элемен-

тарныхъ видовъ, тогда казалось естественнымъ видѣть въ описанномъ явленіи особое приспособленіе. При современномъ состояніи нашихъ знаній точно такъ-же допустимо другое представленіе, именно, что покосъ произвелъ нѣкоторый отборъ среди уже существовавшихъ элементарныхъ видовъ, на подобіе извѣстнаго отбора въ посѣвахъ злаковъ у Нильссона. При этомъ получается возможность очень легко связать допущеніе прямого приспособленія съ мутаціонной теоріей. Виды имѣютъ способность приспособляться къ преобладающимъ въ данное время внѣшнимъ отношеніямъ, но они осуществляютъ это приспособленіе благодаря ихъ богатству элементарными видами, развитыми въ различныхъ направленіяхъ.

Второе возраженіе основывается на явленіяхъ пластичности. Подъ этимъ понимаютъ способность многихъ видовъ произрастать при весьма разнородныхъ условіяхъ существованія. Часто это сопровождается столь сильными измѣненіями въ величинѣ и другихъ признакахъ растенія, что обѣ формы одного и того-же вида легко могутъ быть отнесены къ различнымъ видамъ. Самый извѣстный примѣръ этого рода представляетъ Polygonum amphibium, наземная форма котораго нерѣдко описывалась какъ особый видъ подъ названіемъ P. Hartwegii, пока Массартъ не показалъ, что путемъ пересадки можно всякій разъ превращать одну форму въ другую и что даже обѣ формы могутъ являться потомками одного и того-же индивида. Для альпійскихъ растеній Бонные показалъ, что достаточно бываетъ пересадить куски корневища на равнину, чтобы получить другой типъ, свойственный низменностямъ. Вездѣ, гдѣ растенія могутъ размножаться вегетативно, путемъ дѣленія, мы имѣемъ возможность показать подобнымъ же путемъ, что ихъ пластичность, т. е. ихъ, такъ называемая, способность приспо-

собленія; есть свойство, находящееся въ латентномъ состояніи и дающее имъ возможность реагировать непосредственно на внѣшнія раздраженія. Отсюда можно сдѣлать выводъ, что признаніе этой способности должно быть распространено и на однолѣтніе виды. Способность многихъ любящихъ азотистыя вещества травянистыхъ растеній разрастаться на богатой почвѣ въ гигантскіе кусты, на бѣдныхъ-же или сухихъ мѣстахъ оставаться низкорослыми, маленькими растеніями, приносящими часто всего одинъ цвѣтокъ и одинъ плодъ (какъ напримѣръ, у Datura Stramonium), является однимъ изъ самыхъ прямыхъ приспособленій, но, очевидно, оно происходитъ безъ измѣненія наслѣдственныхъ зачатковъ.

Во всѣхъ этихъ случаяхъ ясно, однако, что аналогія между этими приспособленіями и образованіемъ видовъ лишь чисто кажущаяся. Свойства, которыя, быть можетъ, какъ напримѣръ, хотя бы у альпійскихъ растеній, не обнаруживались ни въ чемъ въ теченіе тысячелѣтій, неожиданно проявляются, но это происходитъ всякій разъ, какъ только растеніе подвергается дѣйствію соотвѣтствующаго раздраженія.

Безъ сомнѣнія, многія изъ этихъ свойствъ полезны; это, однако, еще не доказываетъ, что они развились подъ вліяніемъ данной полезности. Столь-же допустимо другое предположеніе, что они образовались путемъ мутацій и что, поэтому, они слѣдуютъ общимъ правиламъ и не нуждаются въ вспомогательныхъ гипотезахъ. Работы Костантена, Гёбеля, Клебса, Шталя, Фёхтинга, Франка, Карстена и многихъ другихъ изслѣдователей увеличили наши познанія о пластичности настолько, что изученіе ея составляетъ теперь самостоятельную область ботаники; однако, вездѣ при этомъ подтверждается нашъ взглядъ, что сходству съ процессомъ видообразованія здѣсь нельзя

придавать большого значенія. Природа часто производитъ на наблюдателя такое впечатлѣніе, будто растенія и животныя какъ по своимъ свойствамъ, такъ и по способу развитія находятся въ полнѣйшей гармоніи съ окружающей средой, отчего очень легко можно склониться къ мысли, что организмы вообще всегда приспособлены къ условіямъ ихъ жизни. Однако, такое заключеніе часто является лишь постулатомъ, а не плодомъ опытнаго изслѣдованія. Само собою разумѣется, что организмы не могутъ жить въ условіяхъ, совсѣмъ для нихъ неблагопріятныхъ, и, въ общемъ, всѣ формы болѣе или менѣе хорошо приспособлены къ средѣ. На самомъ дѣлѣ, однако, множество растеній занимаетъ въ природѣ далеко не тѣ самыя мѣста, которыя для нихъ являются наилучшими: если міровая торговля случайно заноситъ ихъ въ другія страны, то часто можно видѣть, какъ они здѣсь развиваются роскошнѣе и размножаются значительно скорѣе. Они оказываются болѣе приспособленными къ новымъ, неизвѣстнымъ раньше, областямъ, нежели къ ихъ первоначальной родинѣ.

Въ качествѣ третьей группы особенностей я поставилъ признаки спеціализаціи. Они стоятъ по серединѣ между признаками организаціи Нэгели, которые не имѣютъ никакого отношенія къ внѣшнему міру, и признаками приспособленія фонъ-Веттштейна, которые не представляютъ существенно новыхъ пріобрѣтеній. Однако, здѣсь обращаетъ на себя вниманіе то обстоятельство, что какъ разъ прекраснѣйшими примѣрами, такъ называемыхъ, приспособленій являются часто признаки не видовъ, а родовъ или бо̀льшихъ группъ, даже цѣлыхъ семействъ. Выражаясь на языкѣ геологовъ, можно сказать, что подобныя особенности уже такъ стары, что обсужденіе вопроса о внѣшнихъ условіяхъ, подъ вліяніемъ которыхъ онѣ развивались,

уже недоступно намъ. Часто при этомъ каждая изъ нихъ основывается не на одной единственной наслѣдственной единицѣ, а на очень сложныхъ, достигнутыхъ лишь рядомъ превращеній, группахъ свойствъ. Мнѣ достаточно напомнить о цвѣтахъ орхидей, о насѣкомоядныхъ растеніяхъ, о нѣкоторыхъ вьющихся и лазящихъ растеніяхъ, о корневыхъ клубенькахъ бобовыхъ, о кактусахъ и молочаяхъ пустынь. Они всѣ очень высоко специализированы и это во многихъ случаяхъ должно быть имъ полезно. Но мнѣ кажется, что эта польза часто слишкомъ переоцѣнивается и отыскивается въ видѣ одной лишь компенсаціи вредныхъ свойствъ. Новѣйшія изслѣдованія часто показываютъ, что то, что считается полезнымъ, въ настоящее время по меньшей мѣрѣ не исполняетъ своей роли. Такъ, гетеростилія первоцвѣтовъ, по Вейссу, скорѣе вредна, нежели полезна, а цвѣты ятрышниковъ, по Детто, скорѣе отпугиваютъ, чѣмъ привлекаютъ посѣщающихъ ихъ насѣкомыхъ. Описанные Буркомъ не открывающіеся, но тѣмъ не менѣе наполненные цвѣточной пыльцей пыльники Mimulus и Torenia представляютъ изъ себя лишь безполезное расточительство. Росянка нисколько не преобладаетъ, благодаря своей способности захватывать насѣкомыхъ, надъ другими видами, съ которыми она вмѣстѣ растетъ, и на болѣе богатыхъ почвахъ можетъ обходиться совсѣмъ безъ насѣкомыхъ. Виды пузырчатки (Utricularia) прекраснѣйшимъ образомъ приспособлены къ ловлѣ водяныхъ рачковъ, но помогаетъ-ли имъ это сколько нибудь въ борьбѣ за существованіе съ другими водяными растеніями, этого никто не знаетъ.

Если мы даже признаемъ, что всѣ эти признаки развились подъ вліяніемъ ихъ полезности, то это еще не дастъ намъ никакого представленія о способѣ возникновенія отдѣльныхъ факторовъ среди вызываю-

щихъ ихъ комплексовъ свойствъ. Ни эта теорія, ни экспериментальное изслѣдованіе не могутъ рѣшить вопроса, возникли-ли эти единицы каждая самостоятельно, путемъ скачка, т. е. какъ мутаціи, или же накопленіемъ мельчайшихъ уклоненій, т. е. изъ флюктуацій, при посредствѣ ортогенеза и прямого приспособленія или безъ нихъ. Какъ-бы то ни было, нѣтъ ни малѣйшаго основанія прибѣгать къ особымъ вспомогательнымъ гипотезамъ ради объясненія ихъ происхожденія. Допущеніе, что видовые признаки могли развиться здѣсь совершенно тѣмъ-же способомъ, какъ и обыкновенно, настолько-же, если еще не въ большей степени, можетъ удовлетворить нашу потребность знанія, какъ и всякое иное объясненіе.

Послѣ всѣхъ этихъ соображеній общаго характера я возвращаюсь къ экспериментальной сторонѣ нашего вопроса. Здѣсь слѣдуетъ еще нѣсколько освѣтить два пункта: во-первыхъ, что посредствомъ отбора флюктуацій не возникаютъ постоянныя расы, независимыя отъ дальнѣйшаго отбора, и, во-вторыхъ, что мутаціи, дѣйствительно, вызываютъ подобныя расы къ жизни.

При отборѣ всегда приходится проводить различіе между элементарными и систематическими или сборными видами. Въ первомъ случаѣ стараются непосредственно улучшить самый элементарный видъ, во-второмъ-же выбираютъ просто самые лучшіе изъ смѣшенія уже имѣющихся наслѣдственныхъ типовъ. Опыты практическаго разведенія культурныхъ злаковъ и другихъ сельско-хозяйственныхъ растеній, поставленные Нильссономъ со столь яснымъ пониманіемъ научной стороны вопроса, устранили всякое сомнѣніе въ справедливости этого положенія. Чистыя, изолированныя имъ расы могутъ образовать путемъ мутацій или случайныхъ скрещиваній новыя формы, но

послѣднія всегда появляются сразу. Въ дальнѣйшемъ онѣ, однако, не могутъ быть улучшены примѣненнымъ къ нимъ отборомъ. Это въ той же мѣрѣ справедливо и для болѣе старыхъ, выведенныхъ болѣе или менѣе безсознательно культурныхъ разновидностей.

Въ предѣлахъ элементарныхъ видовъ искусственный отборъ во многихъ случаяхъ приводитъ къ существеннымъ и до извѣстной степени наслѣдственнымъ улучшеніямъ, въ другихъ-же случаяхъ—нѣтъ. Независимо отъ отбора такія расы, однако, не создаются. Особенно поучительна въ этомъ отношеніи исторія разведенія сахарной свекловицы. Этотъ видъ свеклы охватываетъ цѣлый рядъ элементарныхъ видовъ; почти каждый большой заводъ имѣетъ собственный сортъ, который онъ изолировалъ въ чистотѣ посредствомъ такъ называемаго родового отбора. При родовомъ отборѣ исходятъ отъ отдѣльныхъ отборныхъ материнскихъ растеній, такъ что цѣлая группа особей происходитъ отъ одного единственнаго выдающагося по своимъ качествамъ растенія. Возможное вліяніе чужой пыльцы устраняется затѣмъ соотвѣтствующимъ отборомъ въ слѣдующихъ поколѣніяхъ. Изъ такихъ избранныхъ расъ берется затѣмъ ежегодно одна вѣтвь для культуры уже въ широкомъ масштабѣ. Однако, такая вѣтвь въ свою очередь не должна быть разводима дальше до безконечности безъ всякаго отбора; напротивъ, разведеніе должно производиться подъ строгимъ контролемъ отбора, на основаніи и внѣшнихъ признаковъ и процентнаго содержанія сахара, иначе скоро вся культура опять опустится до уровня много ниже того, который требуется практикой. Богатыхъ сахаромъ расъ, которыя бы сохранялись на извѣстной высотѣ безъ содѣйствія отбора, не существуетъ.

Къ свекловицѣ примыкаютъ въ этомъ отношеніи

многія расы нашихъ махровыхъ садовыхъ растеній. Въ большинствѣ случаевъ такая махровая разновидность представляетъ изъ себя одинъ разъ возникшій и потому чистый элементарный видъ. Однако, садоводы отбираютъ сѣмена только лучшихъ экземпляровъ, чтобы среди слѣдующаго поколѣнія процентъ махровыхъ экземпляровъ былъ-бы настолько высокъ, насколько это только вообще возможно. Этотъ отборъ сѣмянъ оказываетъ дѣйствіе только на ближайшія поколѣнія и потому онъ долженъ повторяться каждый годъ.—Можно было бы привести и многочисленные другіе примѣры этого рода, при чемъ, здѣсь можно признать за общее правило, что признаки, на которыхъ основывается отборъ, въ значительной степени зависятъ въ своемъ развитіи отъ условій питанія, другими словами, что отборъ является выборомъ наилучше упитанныхъ особей въ качествѣ производителей сѣмянъ. Если вліяніе питанія оказываетъ свое дѣйствіе на образованіе сѣмянъ въ теченіе нѣсколькихъ поколѣній, то получаются, такъ называемыя, „наслѣдственныя“ высокія культуры, которыя, однако, имѣютъ склонность понизить свой уровень черезъ два—три поколѣнія.

Превосходный матеріалъ для изученія такихъ высокихъ культуръ представляютъ зародыши растеній съ тремя или же со сросшимися сѣменодолями. Я разводилъ нѣкоторыя расы, у которыхъ подобные зародыши при нормальныхъ условіяхъ составляли, приблизительно, 50 процентовъ общаго числа, но посредствомъ отбора ихъ количество могло быть поднято, съ одной стороны, до 90% и болѣе, съ другой,—понижено до 10% и ниже. Однако, при этомъ нужно было отбирать въ качествѣ производителей сѣмянъ не экземпляры, имѣвшіе сами три или же сросшіяся сѣменодоли, а такіе, которые среди ихъ сѣмянъ содержали

наибольшее количество уклоняющихся отъ нормальнаго построенія зародышей, независимо отъ того, какъ они сами были построены въ своей ранней молодости. Удивительно, что такія культуры удаются одинаково хорошо какъ при искусственномъ или же естественномъ самооплодотвореніи (Oenothera hirtella, Antirrhinum majus), такъ и при перекрестномъ опыленіи посредствомъ насѣкомыхъ, и приводятъ къ цѣли уже черезъ небольшое число поколѣній.

Во многихъ такихъ случаяхъ дѣло идетъ, какъ и здѣсь, о промежуточныхъ расахъ, т. е. о такихъ, которыя колеблются между двумя идеальными типами (напримѣръ, между чистой двудольностью и исключительной трехдольностью), не переходя цѣликомъ въ тотъ или другой. Здѣсь измѣнчивость, очевидно, особенно широка, почему и отборъ можетъ быть особенно дѣйствителенъ. Только—я повторяю—производить его надо не на основаніи внѣшнихъ признаковъ плодущихъ растеній, а по ихъ наслѣдственнымъ свойствамъ.

Въ другихъ случаяхъ ширина варіаціонной кривой у элементарныхъ видовъ значительно меньше, и тогда отборъ часто не въ состояніи привести къ какому бы то ни было прочному улучшенію. Подобные случаи были изучены Іоганнсеномъ, и результаты его работы могутъ считаться однимъ изъ важнѣйшихъ подтвержденій мутаціоннаго ученія, такъ какъ каждому ясно, что тамъ, гдѣ отборъ не въ состояніи ничего улучшить, онъ точно такъ-же не можетъ способствовать образованію новыхъ разновидностей и видовъ. Чтобы быть вполнѣ увѣреннымъ въ чистотѣ своихъ культуръ, Іоганнсенъ ограничивался способными къ самооплодотворенію видами, которые, къ сожалѣнію, въ природѣ встрѣчаются гораздо рѣже, нежели это принято думать. Далѣе, онъ всегда исходилъ при этомъ изъ одного единственнаго самоопыляющагося мате-

ринскаго растенія и слѣдовалъ принципу, проведенному мною въ моей „Мутаціонной теоріи“, а также примѣненному Нильссономъ въ сельскохозяйственной практикѣ. Іоганнсенъ называетъ такія полученныя отъ отдѣльныхъ избранныхъ материнскихъ растеній культуры „чистыми линіями“.— Этотъ методъ скоро пріобрѣлъ общее признаніе и сильно способствовалъ широкому распространенію новаго ученія. Въ предѣлахъ этихъ чистыхъ линій отборъ, въ рядѣ примѣровъ, приведенныхъ Іоганнсеномъ и другими, не производилъ замѣтныхъ улучшеній; высокихъ культуръ здѣсь не получается и, такимъ образомъ, исчезаетъ и надежда получать путемъ отбора новыя постоянныя расы.

Значеніе этого принципа очень большое, и онъ можетъ имѣть значительно бо́льшій масштабъ примѣненія, чѣмъ въ области однихъ экспериментовъ. Это показываютъ, по моему мнѣнію, опыты Бонньe съ альпійскими растеніями. Здѣсь природа производитъ отборъ ежегодно, въ нѣкоторыхъ случаяхъ со времени послѣдняго ледниковаго періода. Тѣмъ не менѣе альпійскіе виды не сдѣлались совершенно чистыми въ томъ смыслѣ, чтобы быть приспособленнымъ исключительно лишь къ своимъ нормальнымъ жизненнымъ условіямъ. Они имѣютъ способность приспособленія и къ условіямъ низменностей, которая вполнѣ сохранилась въ нихъ, несмотря на столь продолжительное дѣйствіе отбора.

Теперь мы переходимъ къ нашему второму положенію и постараемся доказать, что мутаціи могутъ производить наслѣдственныя и независимыя отъ какого-либо отбора расы. Мы различаемъ при этомъ прежде всего случаи, наблюдавшіеся уже послѣ возникновенія такой разновидности, отъ такихъ, которые были проконтролированы еще до этого. Первые мы

назовемъ эмпирическими, вторые—генеалогическими мутаціями (Stammbaum-Mutationen). Къ первой группѣ принадлежатъ многочисленные случаи появленія новообразованій какъ въ дикой природѣ, такъ и въ садоводствѣ, ко второй—возникновеніе новыхъ формъ въ опытныхъ садахъ, въ условіяхъ строгаго контроля въ продолженіе нѣсколькихъ поколѣній. Въ случаѣ эмпирическихъ мутацій приходится заключать о предкахъ мутанта на основаніи наблюденій, произведенныхъ надъ новооткрытой формой, и часто вѣроятность такого заключенія бываетъ вполнѣ убѣдительной. Въ случаѣ генеалогическихъ мутацій исходныя формы извѣстны уже эмпирически. Отсюда вытекаетъ, что только эти случаи и годятся для дальнѣйшихъ экспериментовъ надъ условіями мутаціонной измѣнчивости.

Самый старый и наиболѣе изученный примѣръ эмпирической мутаціи—это внезапное возникновеніе Chelidonium laciniatum. Возможно болѣе полное разсмотрѣніе другихъ случаевъ я далъ въ своей „Мутаціонной теоріи“, въ то время, какъ Коржинскій составилъ сводку всѣхъ относящихся сюда наблюденій у садоводовъ. Къ этимъ же случаямъ относятся по Сольмсу-Лаубаху Capsella Heegeri и по Бларингему Capsella Viguieri, и почти ежегодно прибавляется еще нѣсколько хорошихъ примѣровъ. Самый фактъ существованія такихъ мутацій теперь стоитъ внѣ сомнѣній.

Въ качествѣ примѣровъ генеалогическихъ мутацій мною были описаны въ моей „Мутаціонной теоріи“ спеціально два случая. Они относятся къ пелорической (т.-е. имѣющей правильно - построенные цвѣты) Linaria vulgaris и къ махровому Chrysanthemum segetum. Ограничиваясь указаніемъ на эту работу для интересующихся самой постановкой опытовъ, я долженъ ближе коснуться здѣсь лишь критической и методологической стороны.

Въ примѣрѣ пелорической льнянки дѣло шло о томъ, чтобы подвергнуть экспериментальному контролю случаи возникновенія новой формы, часто наблюдавшіеся въ природѣ, т.-е. попытаться получить подобный же случай въ хорошо извѣстномъ родословномъ ряду садовой культуры. Наблюденія, сдѣланныя до того многочисленными изслѣдователями, ясно указывали на видимое появленіе подобной формы безъ какихъ-либо переходовъ или промежуточныхъ ступеней. Поэтому оставалось только подвергнуть наблюденію непосредственно самое возникновеніе ея. Само собою разумѣется, что появленіе пелорическихъ цвѣтовъ основывается на утратѣ, т.-е. переходѣ въ скрытое состояніе симметричнаго строенія двугубаго вѣнчика. Однако, почти всѣ извѣстныя до сихъ поръ эмпирическія мутаціи происходили путемъ подобной же потери свойства, и нѣтъ никакого основанія принимать заранѣе, что съ прогрессивными измѣненіями дѣло обстоитъ какъ-либо иначе. Въ моихъ опытахъ первое растеніе, пелорическое во всѣхъ цвѣтахъ безъ исключенія, встрѣтилось въ четвертомъ поколѣніи; за нимъ скоро послѣдовали другія, и можно было установить, что пелорическія растенія появлялись въ слѣдующихъ одно за другимъ поколѣніяхъ въ количествѣ 1% особей. Къ сожалѣнію, эти мутанты были почти совершенно безплодны и только, приблизительно, изъ сотни сѣмянъ удавалось получить одинъ цвѣтущій экземпляръ. У подобныхъ экземпляровъ аномалія повторялась, хотя съ нѣкоторыми исключеніями, быть можетъ, зависящими отъ ненормальностей въ процессѣ образованія сѣмянъ. Какихъ-либо переходовъ и промежуточныхъ формъ въ этомъ опытѣ не наблюдалось, какъ по отношенію къ количеству шпорцевъ у цвѣтовъ, такъ и по отношенію къ числу пелорическихъ цвѣтовъ у отдѣльныхъ растеній. Едва ли нужно

доказывать, что одинъ подобный опытъ даетъ гораздо болѣе глубокое знакомство съ даннымъ явленіемъ, нежели цѣлый рядъ только эмпирически наблюдающихся мутацій.

Нѣсколько иначе дѣло было у Chrysanthemum segetum. Принципъ этого опыта основывается на двухъ эмпирическихъ положеніяхъ: во-первыхъ, что отборъ въ предѣлахъ чистой расы сохраняетъ лишь наилучше питавшіяся особи, во-вторыхъ же, что очень усиленное питаніе увеличиваетъ и возможность появленія мутацій. Изъ сопоставленія обоихъ этихъ положеній легко сдѣлать выводъ, что для опытовъ съ мутаціями слѣдуетъ соединить очень хорошія условія культуры съ строжайшимъ отборомъ. Далѣе, сюда присоединяется еще третье положеніе, касающееся чувствительныхъ періодовъ въ развитіи сильно измѣнчивыхъ свойствъ. Оно гласитъ, что отборъ какъ-разъ во время такого воспріимчиваго періода по отношенію къ данному свойству производитъ выборъ наилучше упитанныхъ экземпляровъ, и изъ этого вытекаетъ, что при ожиданіи мутацій вниманіе должно быть направлено, главнымъ образомъ, на такіе признаки, которые могутъ или непосредственно подвергаться искусственному отбору или-же тѣснымъ образомъ связаны съ ними въ зародышевой плазмѣ.

Примѣнивъ эти данныя, которыя я очень рекомендовалъ-бы принимать во вниманіе всегда при подобныхъ опытахъ, къ нашему случаю, мы увидимъ, что вѣроятность полученія махровой разновидности можетъ замѣтно возрасти при подборѣ, направленномъ въ сторону увеличенія количества язычковыхъ цвѣтовъ. Увеличеніе числа язычковыхъ цвѣтовъ имѣетъ мѣсто на краю соцвѣтія, тогда какъ махровыми становятся трубчатые цвѣты въ центрѣ его. Оба явленія существенно отличны и такъ-же и въ моемъ опытѣ между ними не

наблюдалось переходовъ или промежуточныхъ ступеней.

Посредствомъ строгаго отбора мнѣ удалось въ теченіе пяти поколѣній поднять среднее число краевыхъ язычковыхъ цвѣтовъ съ 21 до 34, при чемъ максимальное ихъ число достигало 66. Тогда вдругъ произошло превращеніе отдѣльныхъ трубчатыхъ цвѣтовъ въ центральной части соцвѣтія въ язычковые, и какъ разъ у растенія, наиболѣе богатаго краевыми язычковыми цвѣтами. Сѣмена этого мутанта были посѣяны отдѣльно и дали въ слѣдующемъ году вполнѣ выраженную махровую расу. Остается признать, что многочисленныя садовыя варіаціи сложноцвѣтныхъ съ махровыми соцвѣтіями и въ природѣ и въ садахъ произошли подобнымъ же путемъ, хотя отборъ былъ естественнымъ или, по крайней мѣрѣ, безсознательнымъ.

Такимъ-же способомъ я получилъ путемъ отбора трехдольныхъ экземпляровъ Dracocephalum moldavicum чрезвычайно своеобразную расу, при чемъ и въ этомъ опытѣ я основывался на существованіи подобной же расы у одного близкаго вида. Однако, подобныя генеалогическія культуры далеко не всегда удаются. Такъ, я совершенно напрасно добивался искусственнаго полученія махроваго Ranunculus bulbosus, хотя подобная разновидность попадается иногда въ природѣ. Точно такъ-же не удалось мнѣ вывести ни чисто четырехлистнаго, ни чисто-пяти- или семилистнаго краснаго клевера. Въ этихъ неудачахъ извѣстную роль могло играть, конечно, недостаточное знакомство съ тѣми условіями культуры, которыя были необходимы для отдѣльныхъ опытовъ.

Дальнѣйшее развитіе мутаціонной теоріи поэтому, мнѣ кажется, весьма нуждается въ систематической постановкѣ многочисленныхъ опытовъ съ подобными генеалогическими культурами. Случаи, встрѣчающіеся

въ природѣ или въ садоводствѣ должны были бы экспериментально провѣряться на тѣхъ-же самыхъ или на родственныхъ имъ видахъ. И тогда то, что теперь, на основаніи косвенныхъ данныхъ, пользуется почти всеобщимъ признаніемъ, станетъ уже вполнѣ доказаннымъ фактомъ. И экспериментаторъ будетъ обладать тогда матеріаломъ, пригоднымъ уже не только для доказательства существованія мутацій, но, что еще важнѣе, и для изученія въ широкихъ размѣрахъ законовъ мутаціонной измѣнчивости, равно какъ и для выясненія причинъ происходящихъ при этомъ внутреннихъ и внѣшнихъ измѣненій. Здѣсь начинается путь къ полученію искусственныхъ новообразованій; насколько онъ дологъ и какія трудности представятся на немъ—это, надо надѣяться, не слишкомъ долго останется невыясненнымъ.

Въ природѣ, по всѣмъ вѣроятіямъ, новые виды образовывались то въ одиночку, то группами. Какое участіе принималъ каждый изъ этихъ типовъ при филетическомъ развитіи, отвѣтъ на это должна давать прежде всего палэонтологія. Она должна показать, проходятъ-ли основные стволы растительнаго и животнаго царства черезъ рядъ мутаціонныхъ періодовъ, или же полиморфныя группы образуются преимущественно лишь на боковыхъ вѣтвяхъ родословнаго дерева. Насколько позволяетъ заключить современное состояніе нашихъ знаній, должны были имѣть мѣсто оба явленія. Въ настоящее время можно считать полиморфные роды и виды, являющіеся своего рода туманными пятнами для систематиковъ, и систематическія группы, заключающія формы, образовавшіяся на подобіе взрыва, по выраженію Штандфуса, всѣ за слѣдствія мутаціонныхъ періодовъ. Однако, мутаціонная способность въ нихъ очень часто бываетъ вполнѣ исчерпанной или, по крайней мѣрѣ, она ограничена отдѣльными

родоначальными видами, которые до сихъ поръ не удалось распознать, какъ таковые, среди ихъ многочисленныхъ дериватовъ. Отсюда ясно, что образованіе видовъ цѣлыми группами должно быть важнѣе для экспериментальнаго изслѣдованія, нежели отдѣльныя появленія новыхъ формъ, тѣмъ болѣе, что при этомъ получается возможность оперировать сразу со всевозможными формами мутацій. На основаніи этихъ соображеній я рѣшилъ, приступая къ моимъ опытамъ, попытаться найти такое растеніе, которое-бы въ данное время находилось въ подобномъ мутаціонномъ періодѣ. Я испыталъ въ своемъ опытномъ саду для этой цѣли значительно больше сотни отдѣльныхъ видовъ, по большей части, мѣстныхъ, но оставилъ ихъ всѣ, послѣ того какъ нашелъ одинъ видъ, наиболѣе соотвѣтствовавшій моимъ желаніямъ. Этимъ растеніемъ была завезенная къ намъ изъ Америки Oenothera Lamarckiana.

Процессъ мутированія наблюдался у этого вида за послѣднія десять лѣтъ столь многими изслѣдователями, и нѣкоторыми столь основательно, что самый фактъ мутацій у Oenothera теперь уже внѣ всякихъ сомнѣній. Тѣмъ не менѣе онъ до сихъ поръ стоитъ особнякомъ, хотя ясно, что при дальнѣйшихъ поискахъ будутъ найдены и другіе аналогичные случаи. Много споровъ вызывалъ вопросъ о значеніи моего примѣра для эволюціонной теоріи и въ связи съ этимъ объ истинной сущности самаго мутаціоннаго процесса. Приступая здѣсь къ освѣщенію важнѣйшихъ пунктовъ этой „борьбы изъ-за энотеры“, я долженъ подчеркнуть, что при экспериментальномъ изученіи этого вопроса дѣло идетъ только о самихъ мутаціяхъ, но не объ ихъ важнѣйшемъ предварительномъ условіи— прэмутаціи, т.-е. состояніи, предшествующемъ мутаціонному періоду. Убѣжденіе въ существованіи послѣд-

няго я вынесъ изъ ежегодно повторяющагося появленія тѣхъ-же самыхъ новыхъ формъ изъ чистаго основного ствола, что указываетъ на особое наслѣдственное состояніе зародышевой плазмы, которое осталось однимъ и тѣмъ-же въ теченіе, по меньшей мѣрѣ, всего періода опытовъ продолжительностью уже около 25 лѣтъ. Какъ и когда произошли тѣ внутреннія измѣненія, слѣдствіемъ которыхъ явились доступныя нашему наблюденію мутаціи, это совсѣмъ другой вопросъ, который до сихъ поръ лишь въ очень ограниченной степени доступенъ экспериментальному изслѣдованію.

Этотъ вопросъ о прэмутаціяхъ, т.-е. о подготовкѣ къ возникновенію мутаціонной измѣнчивости, въ наиболѣе существенной своей части совпадаетъ съ вопросомъ о продолжительности всего мутаціоннаго періода. Мнѣ удалось доказать, что продолжительность его по крайней мѣрѣ не менѣе, а должно быть болѣе того времени, которое прошло съ момента появленія нашего растенія—около середины прошлаго столѣтія—въ Европѣ. Это видно изъ того, что различныя культуры этого растенія, исходящія изъ временъ его перваго появленія, обнаруживаютъ ту-же способность къ мутаціямъ, что и изученная нами раса.

Болѣе позднія изслѣдованія и произошедшая подъ ихъ вліяніемъ лучшая оцѣнка нѣкоторыхъ прежнихъ наблюденій заставили меня признать, что мутаціонная измѣнчивость въ нашемъ случаѣ древнѣе самаго вида и выработалась постепенно, параллельно съ филетическимъ развитіемъ рода или, вѣрнѣе, группы Onagra.

Особенно важнымъ фактомъ является при этомъ открытіе, что европейская Oenothera biennis обладаетъ такой-же способностью производить наслѣдственную карликовую форму, какъ и O. Lamarckiana. Стомпсъ много разъ наблюдалъ это въ своихъ культурахъ O. biennis

cruciata; то-же самое нерѣдко происходило и у меня. А такъ какъ, по господствующему взгляду, O. biennis является одной изъ прародительскихъ формъ O. Lamarckiana, то нельзя не допустить, что послѣдняя унаслѣдовала эту способность отъ первой. Въ пользу этого говоритъ и то, что карликовыя особи O. biennis не только своимъ ростомъ, но и удивительнымъ свойствомъ воспріимчивости къ опредѣленнымъ бактеріямъ точно соотвѣтствуютъ карликовымъ мутаціямъ Lamarckiana. Къ упомянутой болѣзни я вернусь еще при описаніи моихъ O. nanella. Далѣе, явленія мутаціи довольно распространены между родичами O. Lamarckiana. Oenothera cruciata представляла въ моихъ культурахъ съ самаго начала три типа, которые различались между собою формой цвѣточныхъ почекъ; такимъ-же образомъ мутировала она въ культурахъ Макъ Дугаля. Этотъ ученый изслѣдовалъ также Oenothera grandiflora изъ Алабамы и наблюдалъ происхожденіе отъ нея дериватныхъ формъ; онъ прибавляетъ, что сходныя уклоненія были найдены имъ и въ природѣ. Къ этимъ мутантамъ названнаго вида относится и O. Tracyi Бартлетта. Кромѣ того, опыты Дэвиса познакомили насъ съ цѣлымъ рядомъ формъ, происшедшихъ отъ той же O. grandiflora.—Недалеко отъ Куртнея на Миссури нѣсколько лѣтъ тому назадъ я нашелъ среди безчисленныхъ экземпляровъ обыкновенной американской O. biennis одинъ индивидъ съ узкими листьями. Сѣмена нормальныхъ растеній снова дали въ моемъ саду мутацію, которая сохранилась въ формѣ постоянной узколистной расы нѣсколько болѣе низкаго роста, чѣмъ почти гигантская материнская форма. На основаніи имѣющихся наблюденій мнѣ кажется, что и другіе виды той же группы обнаруживаютъ мутаціонную измѣнчивость. Если мы соберемъ всѣ эти факты вмѣстѣ, то принуждены будемъ заключить, что мутаціонная

измѣнчивость широко распространена въ предѣлахъ группы Onagra, и, конечно, впервые проявилась не при возникновеніи O. Lamarckiana и не послѣ него. Это важное слѣдствіе неожиданнымъ образомъ было подтверждено недавно открытіемъ Стомпса, что O. biennis можетъ производить не только карликовыя, но и гигантскія формы. Произошедшая отъ O. Lamarckiana O. gigas признана уже всѣми за новый прогрессивный видъ, и именно поэтому важно установить, что та же способность присуща и предполагаемымъ предкамъ Lamarckiana. Стомпсъ собственно наблюдалъ возникновеніе отъ O. biennis не настоящей гигантской формы, а образованіе особой semigigas, т.-е. формы съ промежуточными признаками, что онъ могъ съ полной точностью доказать и на основаніи числа хромозомъ въ ея ядрахъ. Дѣйствительно, у нея въ каждомъ ядрѣ, съ одной стороны, по 14 хромозомъ, какъ у настоящей gigas, и, съ другой, по 7, какъ у O. biennis. Въ общемъ, ядра вегатативныхъ клѣтокъ имѣютъ здѣсь по 21 хромозомѣ. Въ этомъ отношеніи эта новая форма вполнѣ равноцѣнна триплоиднымъ мутантамъ O. Lamarckiana, которые въ послѣднее время такъ основательно и глубоко были изучены Анной М. Лутцъ.

Остальные виды измѣнчивы въ значительно меньшей степени, чѣмъ уже названные нами, и отсюда мы дѣлаемъ выводъ, что сила мутаціонной способности въ теченіе филетическаго развитія нашего вида постепенно увеличилась. Иными словами, можно сказать, что современная мутаціонная измѣнчивость O. Lamarckiana зависитъ отъ ряда факторовъ, изъ которыхъ, вѣроятно, многіе были присущи уже предкамъ нашего вида [1]). Само собою понятно, что каждую ступень

---

1) Дальнѣйшее по этому вопросу можно найти въ моемъ новомъ трудѣ подъ заглавіемъ: „Gruppenweise Artbildung“.

этого процесса я долженъ разсматривать, какъ самостоятельную мутацію.

Приведенные факты устраняютъ нѣкоторыя трудности, указанныя различными авторами. Растетъ ли Oenothera Lamarckiana еще гдѣ-нибудь въ свободномъ состояніи или нѣтъ—вопросъ этотъ становится безразличнымъ, разъ другіе мутирующіе виды, какъ O. grandiflora, являются настоящими дикими растеніями. Изъ моего открытія, что O. Lamarckiana при скрещиваніи съ нѣкоторыми другими видами расщепляется на помѣси, O. hybrida laeta и O. hybrida velutina, нѣкоторые авторы думали сдѣлать выводъ о гибридной природѣ самой Lamarckiana. Но, такъ какъ Дэвисъ доказалъ, что O. grandiflora можетъ расщепляться такимъ же образомъ, то слѣдуетъ перенести первоначальное скрещиваніе, необходимое для доказательства гибридной природы Lamarckiana, на общихъ предковъ обоихъ видовъ. Также и другія попытки доказательства гибридной природы O. Lamarckiana разбиваются объ этотъ и многіе другіе факты. На самомъ дѣлѣ, никто не сомнѣвается въ томъ, что въ богатыхъ видами группахъ нѣкоторыя формы могли произойти отъ скрещиванія между различными видами. Это мнѣніе высказывалось уже Линнеемъ, а что среди элементарныхъ видовъ нашихъ культурныхъ злаковъ многіе произошли изъ помѣсей, это достаточно ясно слѣдуетъ изъ работъ Нильссона и другихъ. Кто когда-либо изучалъ энотеры въ нашихъ ботаническихъ садахъ, тотъ знаетъ, какъ богата какъ-разъ эта группа постоянными гибридами. Однако, всѣ эти данныя еще отнюдь не содержатъ и слѣда доказательства въ пользу предположенія, будто мутаціонная измѣнчивость есть слѣдствіе прежнихъ скрещиваній.

Въ качествѣ примѣра того, какъ легкомысленно ведется часто борьба противъ энотеръ тѣми, кто былъ

бы очень обрадованъ, еслибъ удалось доказать, что мутаціонная теорія основана на ошибочныхъ предпосылкахъ, я преведу наблюденія и сдѣланные изъ нихъ выводы Г. А. Буленджера. Онъ натолкнулся недалеко отъ La Garde St. Cast въ Бретани на мѣстонахожденіе O. Lamarckiana, которая изъ окружающей отель мѣстности постепенно, въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ (1899—1904) распространилась по окрестнымъ дюнамъ. Онъ замѣтилъ здѣсь высокую степень измѣнчивости, которая простиралась отъ O. Lamarckiana до O. biennis со всѣми средними и промежуточными формами. Онъ попробовалъ идентифицировать эти формы съ моими мутантами, но нашелъ, однако, что онѣ были совсѣмъ другой природы. Такъ-же оказалось невозможнымъ установить такую границу, чтобы одни экземпляры можно было бы отнести къ O. Lamarckiana, другіе—къ O. biennis. Онъ сдѣлалъ изъ этихъ наблюденій выводъ, что O. Lamarckiana въ нѣкоторыхъ мѣстонахожденіяхъ можетъ постепенно возвращаться къ исходной формѣ, которая напоминаетъ O. biennis вплоть до невозможности различить ихъ. Каждый ботаникъ долженъ былъ-бы, очевидно, сдѣлать отсюда совсѣмъ противоположное заключеніе, именно, что O. biennis росла тамъ еще до занесенія O. Lamarckiana, что между обоими видами произошло скрещиваніе и отсюда возникли переходныя формы. И этимъ разрушается весь фундаментъ возраженій Буленджера противъ новой теоріи.

Что промежуточныя формы Буленджера дѣйствительно были подобными гибридами, это нетрудно доказать. При скрещиваніи названныхъ видовъ получаются три рѣзко различающихся между собой типа бастардовъ, изъ которыхъ два уже упоминались мною выше: это O. laeta и O. velutina. Онѣ возникаютъ, какъ результатъ скрещиванія O. biennis и O. Lamarckiana. У O. laeta листья плоскіе и болѣе широкіе, у O. ve-

lutina—бороздчатые и узкіе; но онѣ различаются между собою и почти во всѣхъ остальныхъ органахъ. Продуктъ скрещиванія O. Lamarckiana и O. biennis очень сильно похожъ на O. biennis, такъ что часто даже трудно отличимъ отъ нея. Отличить эти пять формъ при ихъ смѣшеніи другъ съ другомъ кажется мнѣ далеко не легкой задачей, если не знать ихъ заранѣе; на самомъ дѣлѣ это и не удалось Буленджеру.—O. biennis является однимъ изъ самыхъ частыхъ видовъ на дюнахъ; въ Голландіи она росла уже во времена Линнея. Легко можетъ случаться, что вблизи ея мѣстонахожденія просыпятъ сѣмена O. Lamarckiana, которыя составляютъ излюбленный птичій кормъ, и тогда, съ теченіемъ времени, возникнутъ гибриды обоихъ видовъ. Это происходитъ и на нашихъ дюнахъ въ Голландіи, и я самъ имѣлъ возможность детально изучать одну подобную очень обширную заросль энотеръ близъ Цандвоорта въ продолженіе многихъ лѣтъ. Сѣмена этой очень богатой формами группы я посѣялъ въ 1906 году въ моемъ опытномъ саду, а въ 1911-мъ оставилъ на цвѣтеніе избранныя розетки. Типы гибридовъ выступали очень ясно, хотя благодаря трансгрессивной измѣнчивости, они переходили во многихъ пунктахъ другъ въ друга, и ихъ отличительныя особенности образовывали непрерывные ряды. На дюнахъ различія между ними были менѣе ясны, нежели въ опытномъ саду, хотя и здѣсь все же было можно различить отдѣльные типы, но я бы никогда не воспользовался для моихъ опытовъ ни O. biennis, ни O. Lamarckiana изъ такого мѣстонахожденія, такъ какъ каждый отдѣльный экземпляръ ихъ здѣсь не свободенъ отъ подозрѣнія въ гибридномъ происхожденіи. Такъ-же и въ Англіи оба вида часто встрѣчаются вмѣстѣ. Чарльзъ Бэйли описалъ одну заросль также на дюнахъ недалеко отъ Ливерпуля. Я поручилъ тогда

одному моему другу посѣтить это мѣсто и онъ извѣстилъ меня, что въ однѣхъ долинахъ O. Lamarckiana встрѣчается въ чистомъ видѣ, въ другихъ-же—растетъ вмѣстѣ съ O. biennis и гибридами между ними.

Обратимся теперь къ разсмотрѣнію отдѣльныхъ мутантовъ, которыхъ я дѣлю слѣдующимъ образомъ:

A. Прогрессивныя мутаціи: O. gigas.

B. Ретрогрессивныя и дегрессивныя мутаціи:

1. Менделирующія: O. brevistylis.

2. Наполовину лишь слѣдующія менделевскимъ правиламъ: O. nanella, O. rubrinervis.

3. Не менделирующія: O. lata, O. scintillans, O. oblonga, O. laevifolia.

Къ нимъ присоединяются еще неподвергавшіяся скрещиванію: O. albida, O. elliptica, O. leptocarpa, O. semilata, O. spathulata, O. sublinearis, O. subovata и цѣлый рядъ другихъ, которымъ, вслѣдствіе ихъ безплодія или слишкомъ большой слабости, не было дано особаго наименованія. И другими изслѣдователями были получены особыя мутаціи, изъ которыхъ я назову: O. rubricalyx Гэтса, O. ammophila Абромейта и O. blanda Шутена. Въ послѣдніе годы я не пытался увеличить это число, но, тѣмъ не менѣе, получилъ нѣкоторыя важныя новыя формы. Что во всей этой группѣ на столь большое количество ретрогрессивныхъ и дегрессивныхъ формъ приходится всего лишь одинъ прогрессивный видъ, это часто указывалось противниками теоріи, какъ на важное возраженіе, хотя, на самомъ дѣлѣ, такое положеніе дѣла вполнѣ согласуется съ нашими свѣдѣніями о полиморфныхъ типахъ въ другихъ видахъ. Это именно то, чего и слѣдовало ожидать.

Какъ извѣстно, цѣлый рядъ изслѣдователей утверждаетъ, что всѣ гибриды и всѣ признаки ихъ необходимо должны слѣдовать менделевскимъ правиламъ. Раз-

смотрѣніе этого утвержденія завело бы мѣня слишкомъ далеко (помѣси негра и бѣлаго, какъ извѣстно, не менделируютъ). Я хотѣлъ бы только подчеркнуть, что перенесеніе въ этомъ вопросѣ выводовъ, полученныхъ относительно не обнаруживающихъ мутаціи растеній на мутирующія совершенно недопустимо. Послѣднія, которыхъ я здѣсь только и имѣю въ виду, очень часто ведутъ себя совсѣмъ иначе, нежели первыя.

Начнемъ съ прогрессивныхъ мутацій. Согласно нашему теоретическому представленію они основываются на появленіи новаго вида наслѣдственныхъ единицъ, пангеновъ, который долженъ былъ отдѣлиться отъ какого-либо уже ранѣе имѣвшагося ихъ вида. Этотъ послѣдній можетъ находиться въ состояніи прэмутаціи и соотвѣтственно этому повторять время отъ времени упомянутое отщепленіе. Обусловливается ли эта прэмутація собственнымъ положеніемъ этихъ пангеновъ или вліяніемъ на нихъ сосѣднихъ— мы пока оставимъ этотъ вопросъ открытымъ. Только лишь немногія мутаціи могутъ быть филетической природы, т.-е. существенно содѣйствовать измѣненію всей системы,—гораздо чаще онѣ ограничиваются обыкновенными видовыми различіями.

На первый планъ въ нашемъ описаніи Oenothera gigas мы должны поставить тотъ фактъ, что количество хромозомъ въ ея ядрахъ вдвое больше таковаго у всѣхъ остальныхъ изученныхъ въ этомъ отношеніи видовъ и мутантовъ Oenothera, такъ же какъ и самой O. Lamarckiana (именно, 28 или 14 вмѣсто 14 или 7).

Это важное открытіе было сдѣлано миссъ Анной М. Лутцъ въ 1907 году и скоро послѣ того подтверждено Гэтсомъ, а позднѣе также моими учениками, Гертсомъ и Стомпсомъ. Это обстоятельство сдѣлало новый видъ прежде всего чрезвычайно интереснымъ

въ цитологическомъ отношеніи. Подобное удвоеніе числа хромозомъ создаетъ въ другихъ родахъ важныя видовыя различія и нигдѣ нѣтъ основанія считать его за ретрогрессивное явленіе.

Для того, чтобы могла возникнуть прогрессивная мутація, въ частности растеніе съ двойнымъ числомъ хромозомъ, очевидно, необходима встрѣча двухъ подвергшихся мутаціи половыхъ клѣтокъ, какъ на это впервые было указано Стомпсомъ. Иначе обстоитъ дѣло, какъ мы скоро увидимъ, у ретрогрессивныхъ и дегрессивныхъ мутацій. Правда, Гэтсъ пытался устранить это различіе между обоими видами мутацій посредствомъ предположенія, что удвоеніе числа хромозомъ можетъ происходить только послѣ оплодотворенія и должно быть приписано не мутаціи, а случаю. Въ этомъ случаѣ все явленіе было бы перенесено въ область наслѣдственности пріобрѣтенныхъ свойствъ. Такъ какъ относительно послѣднихъ теперь принимается почти всѣми, что они не наслѣдуются, то приведенный взглядъ съ самаго начала не можетъ удовлетворительно объяснить возникновеніе моей наслѣдственной расы. Можно напомнить здѣсь о двуядерныхъ клѣткахъ Spirogyra въ опытахъ Герасимова, которыя при вегетативныхъ дѣленіяхъ все время сохраняютъ свои оба ядра, но теряютъ эту особенность при оплодотвореніи. Впрочемъ, взглядъ Гэтса вполнѣ опровергается новѣйшими данными.

Несомнѣнная Oenottera gigas всего лишь одинъ разъ возникла въ моихъ культурахъ, именно, въ 1895 году изъ посѣянныхъ въ 1891 году чистыхъ сѣмянъ. Это значитъ, что только у этой расы были сосчитаны хромозомы. Сначала я думалъ, что она появлялась и въ другіе годы, но тогда я еще не зналъ характера бастарда между O. gigas и O. Lamarckiana. Теперь мнѣ кажется, что тѣ мутанты были лишь наполовину му-

тантами, т.-е. происходили изъ соединенія подвергнувшейся мутаціи половой клѣтки съ нормальной. Онѣ должны были бы имѣть 21 хромозому, но не были изслѣдованы въ этомъ направленіи и не дали сѣмянъ. Такіе предполагаемые полумутанты, послѣ того какъ я обратилъ на нихъ вниманіе, часто наблюдались въ моемъ опытномъ саду, и у нѣкоторыхъ изъ нихъ Стомпсъ изслѣдовалъ ядра и нашелъ ожидаемое число хромозомъ, равное 21. Этимъ было доказано, что, во-первыхъ, удвоеніе хромозомъ имѣетъ мѣсто до оплодотворенія и, во-вторыхъ, что мутація въ половыхъ клѣткахъ далеко не настолько рѣдка, чтобы ее можно было разсматривать, какъ простой случай. Миссъ Лутцъ подтвердила этотъ же фактъ прекраснымъ обстоятельнымъ изслѣдованіемъ; она получила 10 предполагаемыхъ полу-мутантовъ gigas въ ея культурѣ O. Lamarckiana, изслѣдовала ихъ ядра и нашла у всѣхъ по 14 + 7 = 21 хромозомѣ.

Заслуживаетъ упоминанія, что Герибертъ Нильсонъ въ Швеціи также наблюдалъ въ 1907 году появленіе изъ O. Lamarckiana O. gigas. Эта мутація была также наслѣдственной, но онъ ничего не сообщаетъ относительно ея ядеръ. Важно такъ же, что Геертсъ при своемъ цитологическомъ изслѣдованіи O. Lamarckiana наблюдалъ однажды материнскую клѣтку зародышеваго мѣшка, которая при своемъ дѣленіи имѣла 28 хромозомъ вмѣсто 14. Наконецъ, должно быть отмѣчено, что я сравнилъ моихъ полу-мутантовъ съ гибридами между O. gigas и Lamarckiana и убѣдился въ ихъ полномъ внѣшнемъ сходствѣ.

На основаніи этихъ изслѣдованій возможно вывести коэффиціентъ мутаціи для O. gigas. Для этого особенно пригодны скрещиванія O. Lamarckiana съ такими видами, которые послѣ того даютъ лишь желтые или почти желтые ростки, очень скоро поги-

бающіе. Это наблюдается въ томъ случаѣ, если O. Lamarckiana опыляется пыльцей O. cruciata, O. muricata или O. Millersi (nov. sp.). Нужно лишь сосчитывать молодые ростки и выращивать изъ нихъ зеленые, такъ какъ O. gigas даетъ при такомъ скрещиваніи лишь зеленые ростки, всѣ же остальные мутанты исключительно желтые. Можно быть, такимъ образомъ, увѣреннымъ въ томъ, что обладаешь ростками, происходящими изъ мутировавшихъ въ сторону gigas яйцевыхъ клѣтокъ. Они отличаются, кромѣ того, отъ другихъ бастардовъ, ростки которыхъ тоже зеленые, своимъ гораздо болѣе сильнымъ ростомъ, отчего Стомпсъ и предлагаетъ дать этимъ формамъ названіе Hero. Въ подобныхъ растеніяхъ онъ нашелъ по 21 хромозомѣ въ ядрахъ, слѣдовательно, 14 отъ мутировавшей въ сторону gigas яйцевой клѣтки и 7—отъ пыльцевой. На 15000 желтыхъ ростковъ приходится 45 индивидовъ Hero, или около 0,3%. Если мутаціи въ пыльцевыхъ клѣткахъ встрѣчаются столь же часто, то вѣроятность встрѣчи двухъ подвергнувшихся мутаціи половыхъ клѣтокъ равна квадрату этой величины, т.-е. составляетъ приблизительно 0,0009%. Въ моей „Мутаціонной теоріи“ я предполагалъ коэффиціентъ для O. gigas равнымъ 0,01%.

Что величина клѣтокъ и нѣкоторыхъ органовъ, въ силу законовъ, открытыхъ Бовери и Маршалемъ, подъ вліяніемъ двойного количества хромозомъ увеличивается, это было прочно установлено Гэтсомъ. Однако, этотъ изслѣдователь заходитъ слишкомъ далеко, какъ это было доказано Стомпсомъ, когда онъ пытается объяснить всѣ свойства O. gigas на основаніи указаннаго закона. Стомпсъ приводитъ въ качествѣ примѣровъ, говорящихъ противъ взгляда Гэтса, двулѣтность, большія сѣмена и маленькіе плоды, выростаніе осевыхъ почекъ на оси и другія особенности. Кромѣ

того, я хотѣлъ бы особенно подчеркнуть здѣсь два пункта, которые не могутъ быть сведены на число хромозомъ и касаются какъ разъ тѣхъ свойствъ, которыя издавна разсматривались, какъ признаки хорошихъ видовъ, отличающіе ихъ отъ разновидностей. Я имѣю въ виду, во-первыхъ, очень пониженную плодовитость скрещиваній и происходящихъ отъ нихъ гибридовъ и, во-вторыхъ, тотъ фактъ, что видовые гибриды имѣютъ характеръ промежуточный между родительскими формами, который остается постояннымъ и у ихъ потомковъ.

O. Lamarckiana даетъ при скрещиваніяхъ съ другими, до сихъ поръ изученными видами въ общемъ вполнѣ нормальный урожай сѣмянъ, который приблизительно равняется 0,3 ccm. на каждый плодъ. O. gigas, скрещенная съ тѣми же видами, приноситъ всегда лишь около 0,01—0,02 ccm. сѣмянъ на каждый плодъ, и если урожай больше, сѣмена, хотя на видъ и хороши, но не способны къ проростанію. Часто бываетъ очень трудно получить и гибридовъ. Это наблюдается при скрещиваніяхъ O. gigas съ европейской и американской формами O. biennis, съ O. strigosa, O. Hookeri, даже съ самой O. Lamarckiana, такъ же какъ съ большинствомъ изъ ея мутантовъ. Полученные бастарды оказываются послѣ самооплодотворенія совсѣмъ или почти совсѣмъ безплодными: вторыя поколѣнія въ моихъ опытахъ всегда состояли лишь изъ немногихъ экземпляровъ. Только одинъ разъ удалось мнѣ получить вполнѣ плодовитыхъ гибридовъ отъ скрещиванія O. gigas и Lamarckiana, и они сохранили это свойство въ теченіе пяти поколѣній. Реципрокные гибриды при этомъ вполнѣ подобны другъ другу; внѣшнія особенности ихъ занимаютъ довольно точно середину между признаками обѣихъ родительскихъ формъ.

На основаніи всѣхъ этихъ данныхъ я считаю O.

gigas за хорошій прогрессивный видъ, хотя онъ и отличается отъ материнскаго вида всего лишь одной наслѣдственной единицей свойствъ. Во всѣхъ отношеніяхъ онъ обнаруживаетъ иныя отношенія, нежели остальные мутанты.

Oenothera brevistylis отличается отъ другихъ мутантовъ, главнымъ образомъ, частичной редукціей пестика. Она, единственная изъ всѣхъ дериватовъ O. Lamarckiana, слѣдуетъ точно менделевскимъ правиламъ, при томъ одинаково при всѣхъ скрещиваніяхъ какъ съ самимъ материнскимъ видомъ, такъ и съ другими его потомками, равно какъ и съ болѣе старыми видами. При нѣкоторыхъ скрещиваніяхъ она расщепляется такъ же, какъ и основной видъ, на O. hybrida laeta и O. hybrida velutina, дальше же обѣ помѣси расщепляются уже по отношенію къ укороченности пестика по менделевскимъ правиламъ. Это, само-собою разумѣется, имѣетъ мѣсто и на свободѣ, когда она растетъ вмѣстѣ съ O. Lamarckiana. Въ общемъ, такіе бастарды по внѣшности неотличимы отъ O. Lamarckiana, но если пересадить многочисленныя розетки въ опытный садъ, то среди нихъ навѣрное попадутся растенія, около четверти сѣмянъ которыхъ дадутъ экземпляры съ короткимъ пестикомъ. Въ 1905 году я наблюдалъ какъ разъ подобный случай. Отсюда вытекаетъ, что почти ежегодно появляющіеся въ природѣ экземпляры O. brevistylis происходятъ путемъ расщепленія отъ гибридовъ, и что вмѣстѣ съ тѣмъ нельзя на основаніи ихъ появленія заключатъ объ иномъ способѣ образованія, т.-е. о мутаціи даннаго признака у индивидовъ Lamarckiana. Эта мутація, повидимому, на самомъ дѣлѣ уже угасла, такъ какъ въ моихъ культурахъ она не повторялась ни разу.

Далѣе ясно, что для этой мутаціи достаточно измѣненія одной лишь половой клѣтки, въ отличіе отъ

O. gigas. Изъ ея соединенія съ неизмѣненной клѣткой другого пола долженъ возникнуть гибридъ, который въ слѣдующихъ поколѣніяхъ будетъ производить частью такихъ же гибридовъ, частью уже наружно отличимые индивиды brevistylis. Послѣдніе, хотя сами и не производятъ, или почти не производятъ, сѣмянъ, однако, могутъ путемъ опыленія пыльцой Lamarckiana, снова дать гибридовъ. Очевидно, такъ и бываетъ всегда въ природѣ.

Мы переходимъ теперь къ разсмотрѣнію лишь на половину менделирующихъ мутантовъ. Сюда относятся такія формы, которыя при скрещиваніи съ материнскимъ видомъ не менделируютъ, при скрещиваніи же съ другими видами даютъ двѣ помѣси, изъ которыхъ одна слѣдуетъ менделевскимъ законамъ а другая—нѣтъ. Къ этой группѣ принадлежатъ O. nanella и O. rubrinervis.

Раньше, чѣмъ перейти къ разсмотрѣнію опытовъ, скрещиванія, произведенныхъ надъ ними, я долженъ коснуться одного изъ удивительнѣйшихъ возраженій, которыя только выдвигались въ „борьбѣ противъ энотеръ“. Я говорю здѣсь объ утвержденіи, будто карликовыя O. nanella не представляютъ собою наслѣдственной расы, но являются лишь болѣзненными экземплярами O. Lamarckiana. Тотъ, кто видѣлъ хоть одну культуру этихъ карликовыхъ особей, знаетъ, что между ними и O. Lamarckiana нѣтъ никакихъ переходовъ. Карликовыя растенія не достигаютъ и половины роста Lamarckiana и всѣ почти одинаковой внѣшней формы. Изъ сѣмянъ ихъ выростаютъ совершенно такія же формы безъ какихъ-либо уклоненій или исключеній. Приведенное утвержденіе основывается на открытіи Цейльстра, который нашелъ въ клѣткахъ карликовыхъ особей своеобразную форму бактерій и показалъ, что эти паразиты обусловли-

ваютъ многія особенности O. nanella, которыя были до того необъяснимы. Сюдя относятся расширенныя основанія листьевъ, хрупкость листовыхъ черешковъ, крючкообразно изогнутыя цвѣточныя почки, случайное недоразвитіе пестика и т. д. Однако, карликовый ростъ не только не обусловливается паразитами, но они и не вліяютъ на него. Это можно доказать очень простымъ способомъ, если культивировать O. nanella на почвѣ обильной фосфористымъ удобреніемъ, но со скуднымъ содержаніемъ азотистыхъ веществъ. Тогда болѣзненныя явленія исчезаютъ болѣе или менѣе полностью. Листья становятся узкими, черешки ихъ удлиняются, междоузлія вытягиваются, ломкость исчезаетъ, цвѣточныя почки выпрямляются и цвѣты открываются нормальнымъ образомъ. Тѣмъ не менѣе по временамъ тотъ или другой больной листъ указываетъ еще на присутствіе бактерій въ клѣткахъ. Однако, что самое главное, ростъ при этомъ остается прежнимъ: карликовыя формы остаются карликами, даже когда они вполнѣ здоровы. Они представляютъ, слѣдовательно, явственную мутацію, которая, однако, отличается двумя свойствами отъ материнскаго вида: во-первыхъ, карликовымъ ростомъ и, во-вторыхъ, большой воспріимчивостью къ извѣстнымъ факультативно-паразитическимъ видамъ почвенныхъ бактерій. Какъ на это указывалось уже выше, то же самое въ полной мѣрѣ относится и къ карликовымъ мутантамъ O. biennis.

При скрещиваніяхъ нашего карлика, O. nanella, съ болѣе древними видами возникаютъ тѣ же самыя двѣ помѣси, какъ и у O. Lamarckiana, т. е. уже много разъ упоминавшіяся O. laeta и velutina. Карликовыя особи отсутствуютъ въ первомъ поколѣніи и можно было бы ожидать во-второмъ расщепленія по менделевскому типу. Послѣднее, дѣйствительно, происхо-

дитъ, но только среди потомковъ одной помѣси. Другая же даетъ постоянную расу совсѣмъ безъ карликовыхъ формъ, и такъ какъ обѣ помѣси первоначально, какъ правило, появляются приблизительно въ одинаковомъ количествѣ, то я называю это явленіе половиннымъ менделированіемъ. При этомъ velutina всегда отщепляетъ карликовыхъ особей, тогда какъ laeta остается постоянной [1]).

На происходящія въ природѣ явленія въ такихъ мѣстонахожденіяхъ, гдѣ Lamarckiana свободна отъ подмѣси другихъ видовъ, эти процессы расщепленія, очевидно, не оказываютъ вліянія. Здѣсь мы имѣемъ дѣло со скрещиваніями мутанта съ самимъ материнскимъ видомъ. Изъ нихъ возникаютъ, какъ извѣстно, уже въ первомъ поколѣніи оба родительскихъ типа, и только одни они, при чемъ оба постоянны при самооплодотвореніи. Такимъ образомъ, появившись однажды въ природѣ, мутація можетъ сохраниться тремя способами: во-первыхъ, путемъ самооплодотворенія, во-вторыхъ, посредствомъ скрещиванія и, въ третьихъ, путемъ повторенія время отъ времени мутаціи въ материнскомъ видѣ. Послѣднее невозможно непосредственно наблюдать въ природѣ, но при искусственномъ самооплодотвореніи въ моемъ опытномъ саду это повторяется ежегодно. Въ одномъ изъ изслѣдованныхъ мною мѣстонахожденій близъ Гильверзума условія произрастанія таковы, что возникающіе единичные экземпляры rubrinervis и nanella почти никогда не могутъ достигнуть цвѣтенія, и ихъ повторяющееся появленіе указываетъ, такимъ образомъ, тоже на повторяющуюся мутацію O. Lamarckiana.

Далѣе, результаты скрещиваній, показываютъ

---

[1]) Дальнѣйшее по этому вопросу можно найти въ моей недавно вышедшей книгѣ „Gruppenweise Artbildung".

намъ, что для проявленія видимой мутаціи не необходима встрѣча двухъ подвергнувшихся мутаціи половыхъ клѣтокъ. Достаточно, если одна такая клѣтка будетъ оплодотворена нормальной. Если это повторяется часто, то въ среднемъ половина зародышей будетъ мутантами, а другая половина—экземплярами Lamarckiana, совершенно такъ-же, какъ и при искусственномъ скрещиваніи чистыхъ расъ. Представляютъ ли возникшіе этимъ путемъ экземпляры Lamarckiana повышенную мутаціонную способность въ отношеніи изучаемаго признака, это еще неизвѣстно. Можно было-бы думать, что именно такимъ образомъ и удерживается способность къ мутаціямъ. Однако, данныя, полученныя отъ изученія возникшихъ при такихъ скрещиваніяхъ растеній Lamarckiana, не подтверждаютъ этого; эти растенія оказываются послѣ самооплодотворенія не болѣе измѣнчивыми, нежели обыкновенные экземпляры.

На основаніи этихъ фактовъ и выводовъ можно было-бы попытаться составить себѣ представленіе о сущности важнаго явленія прэмутаціи, т. е. того первичнаго внутренняго измѣненія, которое вызываетъ къ жизни мутаціонное состояніе. Если принять, что первоначально измѣнилась всего одна половая клѣтка, иначе говоря, что она достигла возможности производить послѣ оплодотворенія неизмѣненной клѣткой какъ внѣшне вполнѣ нормальную Lamarckiana, такъ и ея новое производное (O. nanella), и что фактически произошло первое, то можно допустить далѣе, что возникшая этимъ путемъ Lamarckiana перешла въ мутаціонное состояніе и что отъ нея при достаточной изоляціи должна произойти мутирующая раса. Если-бы это случилось, прежде всего, по отношенію къ особенностямъ nanella, то потомъ могло-бы произойти въ той-же расѣ и съ особенностью rubriner-

vis, а съ теченіемъ времени распространиться и на всѣ остальныя единицы признаковъ.

Во всякомъ случаѣ эти допущенія не дѣлаютъ яснѣе для нашего пониманія ни самую прэмутацію, ни сущность вызваннаго прэмутаціей, т. е. мутаціоннаго, состоянія. Однако, они показываютъ, что извѣстная гипотеза Бэтсона столь-же излишня, какъ и фактичести невѣрна. Бэтсонъ утверждалъ (1902), что мутаціонная измѣнчивость можетъ быть слѣдствіемъ скрещиваній съ другими видами, которые уже обладали свойствами мутантовъ. Въ противовѣсъ этому многіе изслѣдователи, и особенно Макъ Дугаль, доказали, что, насколько теперь извѣстно, видовъ, требуемыхъ бэтсоновской гипотезой, въ природѣ не существуетъ. При разсмотрѣніи свойствъ упоминавшихся выше 20 различныхъ производныхъ O. Lamarckiana оказывается, что большая часть изъ нихъ нежизнеспособна въ дикомъ состояніи. Вмѣстѣ съ тѣмъ мы должны были-бы принять, что предполагаемые и сходные виды обладали этими признаками въ латентномъ состояніи, что, однако, опять-таки не согласуется со взглядами Бэтсона. И потому, мнѣ кажется, будетъ проще предположить здѣсь не его возвратъ къ гипотетическимъ предкамъ, а рядъ слѣдовавшихъ одна за другой прэмутацій. Если-же разсматривать послѣднія, какъ слѣдствія скрещиваній послѣ настоящихъ мутацій, то остается лишь найти причину, благодаря которой эти прэмутаціи, лишь въ половинѣ случаевъ приводящія къ мутаціямъ, возникаютъ чаще, чѣмъ одинъ разъ. Однако, какъ уже только-что было сказано, всѣ эти представленія нисколько не позволяютъ проникнуть глубже въ самую сущность какъ мутаціи, такъ и прэмутаціи. Я только напомню здѣсь объ обстоятельной критикѣ Бларингэма, такъ-же какъ и объ указаніи Геертса на то, что обладаніе отчасти

рудиментарной пыльцей свойственно не только мутаціоннымъ, но въ той-же степени и всѣмъ другимъ видамъ семейства Onagraceae и поэтому не можетъ приводиться, какъ это дѣлалъ Бэтсонъ, въ качествѣ доказательства гибридной природы мутантовъ. Далѣе, мнѣ хотѣлось-бы еще разъ напомнить о томъ, что перенесеніе выводовъ съ немутирующихъ растеній на подверженныхъ мутаціямъ—въ высокой степени рискованно. Только если-бы можно было доказать, экспериментально, что не обнаруживающія мутацій растенія могутъ быть переведены въ постоянное мутаціонное состояніе путемъ искусственныхъ скрещиваній, мы обладали-бы основаніемъ, достаточнымъ для всѣхъ этихъ предположеній. Однако, до сихъ поръ результаты всѣхъ изслѣдованій говорятъ какъ разъ противоположное.

Относительно не менделирующихъ отпрысковъ Oenothera Lamarckiana можно ограничиться здѣсь лишь немногими словами. При скрещиваніяхъ съ материнскимъ видомъ они всегда даютъ первое поколѣніе, въ которомъ представлены поровну типы обоихъ родителей. У O. laevifolia и O. oblonga эти типы остаются постоянными и дальше, тогда какъ у O. lata и O. scintillans, которыя сами не постоянны, сходныя съ ними формы, какъ и слѣдовало ожидать, остаются вѣрными этому свойству. Прочія формы и здѣсь постоянны. Приведенныя выше соображенія относительно возникновенія въ природѣ процесса прэмутаціи и возможныхъ его толкованій сохраняютъ, конечно, свое значеніе и для этой группы. Данныя опытовъ, однако, говорятъ здѣсь объ очень большомъ и потому мало доступномъ ясному обобщенію разнообразіи. Возможно, что различные члены этой группы имѣютъ лишь одну характерную для нихъ,

всѣхъ—черту—именно, что у нихъ не бываетъ менделевскихъ расщепленій.

Здѣсь, разумѣется, не мѣсто касаться всѣхъ возраженій противъ значенія энотеръ для мутаціоннаго ученія. Теорія не создается и не рушится вмѣстѣ съ тѣмъ или инымъ объясненіемъ этой спеціальной группы видообразованій. Она выведена мною изъ общихъ принциповъ и опирается на критическое разсмотрѣніе безчисленныхъ фактовъ изъ самыхъ различныхъ областей. Затѣмъ эта теорія, противъ ожиданія, получила очень скорое признаніе въ самыхъ различныхъ кругахъ біологовъ и положила принципъ дарвиновскаго пангенезиса въ основаніе всякаго ученія о наслѣдственности. Дѣйствительно, съ этимъ принципомъ, какъ я на это указалъ уже въ предисловіи къ моей „Мутаціонной теоріи", гораздо удобнѣе работать въ области гибридизаціи, чѣмъ въ области эволюціоннаго ученія. Этому утвержденію вполнѣ соотвѣтствуетъ ходъ развитія нашей науки за послѣднее десятилѣтіе. Ученіе о гибридизаціи, или, по крайней мѣрѣ, его часть, касающаяся менделизма, достигла пышнаго расцвѣта, тогда какъ лишь сравнительно немногіе ученые продолжаютъ работать въ области чистаго трансформизма. Образованіе новыхъ видовъ въ формѣ истыхъ, хорошо сохраняющихся расъ должно возбуждать наибольшій интересъ какъ въ смыслѣ установленія самихъ фактовъ, такъ и въ попыткахъ ихъ объясненія. Біологія медленно подвигается по направленію къ своей высочайшей цѣли: искусственному произведенію новыхъ заранѣе предсказанныхъ видовъ.

Перев. В. В. Фаусекъ.

Л. Плате.

Мутаціонная теорія де-Фриза [1]).

Мутаціонная теорія голландскаго ботаника де-Фриза представляетъ собою новѣйшую форму эволюціоннаго ученія и всецѣло стоитъ на почвѣ принципа подбора.

Значеніе этой теоріи, какъ и слѣдовало ожидать, оцѣнивается различными изслѣдователями весьма разнообразно. Ботаники въ большинствѣ случаевъ относятся съ симпатіей къ новому ученію и нѣкоторые изъ нихъ (Молль, 1902, Макъ Дугаль, 1905, Уайтъ, Бюкерсъ [2]), 1909, Бларингемъ [3]), 1911) приняли его съ

---

1) Изъ книги Плате: „Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung" 4-te Aufl. 1913.

2) Разсужденія Бюкерса страдаютъ отсутствіемъ критики; онъ не призналъ главнаго положенія, тожества мутацій съ дарвиновскими флюктуаціями, и не принялъ во вниманіе, что мутаціи безсильны безъ направляющаго принципа подбора. Хотя факты указываютъ на отсутствіе у мутацій какого-либо направленія, Бюкерсъ сводитъ тѣмъ не менѣе удлиненіе шеи жирафы къ ортогенетическому ряду мутацій и это только для того, чтобы устранить подборъ. Жившіе на землѣ предки китовъ пріобрѣли путемъ мутаціи ротовыя пластинки, которыя „побудили животныхъ искать пищи въ водѣ". Было бы безцѣльно спорить съ подобными воззрѣніями. Бюкерсъ, какъ и Морганъ, думаетъ разрѣшить всѣ трудности словомъ „мутація", хотя, если мы имѣемъ дѣло съ наслѣдственными варіаціями, то вопросы только еще возникаютъ.

3) Бларингемъ приводитъ много случаевъ возникшихъ внезапно мутацій, но ничего не говоритъ объ отношеніи де-Фриза къ Дарвину и не обсуждаетъ вопроса о приспособленіяхъ.

воодушевленіемъ. Но и среди ботаниковъ многіе отнеслись къ мутаціямъ со спокойной критикой; къ мнѣніямъ этихъ изслѣдователей я возвращусь еще впослѣдствіи. Корренсъ (1902, 1904), указываетъ на то, что главный признакъ мутацій состоитъ въ ихъ наслѣдственности (то-же утверждаютъ Молль (1902) и Клебсъ (1905) и что въ теоретическомъ отношеніи де-Фризъ оперируетъ съ идеями, которыя можно найти еще у Нэгели; этотъ пунктъ подробно разработанъ также Сольмсъ-Лаубахомъ (1905). Какъ я уже показалъ, въ дѣйствительности предшественникомъ де-Фриза слѣдуетъ считать Дарвина. Весьма замѣчательная критика Лотси (1906) будетъ изложена мною ниже; о Коржинскомъ, который еще раньше де-Фриза высказалъ сходныя воззрѣнія, я уже говорилъ. Одинъ изъ лучшихъ знатоковъ растительныхъ бастардовъ, В. О. Фоке (1907) пишетъ по поводу Oenothera lamarckiana слѣдующее: „Растеніе, представляющее собою иностранную культивированную расу неизвѣстнаго происхожденія и подвергавшееся съ давнихъ поръ различнымъ вліяніямъ, и, вѣроятно, многочисленнымъ скрещиваніямъ, весьма мало пригодно для построенія на основаніи его свойствъ основныхъ и общихъ законовъ“. Такимъ образомъ, и среди ботаниковъ все чаще раздаются въ новѣйшее время голоса, протестующіе противъ преувеличенной оцѣнки мутаціонной теоріи.

Зоологи съ самаго начала отнеслись къ этому ученію гораздо болѣе критически, чѣмъ ихъ коллеги по scientia amabilis. Только американцы многократно высказывались за мутаціи и одинъ изъ нихъ (Морганъ, 1903) такъ ими ослѣпленъ, что думаетъ волшебнымъ словомъ „мутація“ разрѣшить всѣ біологическія загадки.

Вейсманъ (1902) и я (1903) выставили противъ де-Фриза

болѣе серьезныя возраженія и признали всѣ мутаціи за простое измѣненіе наружнаго вида, по образцу мутантовъ Oenothera. Изъ другихъ противниковъ упомянемъ Шрёдера (1903), Уэльдона (1901), Ланга (1904), Штандфуса (1905) и Гросса (1906). Нейтральное положеніе занимаетъ Дэвенпортъ (1905,1906), тогда какъ Шимкевичъ (1906) указываетъ на большое значеніе мутацій при возникновеніи аномалій и уродствъ. Подобное разнообразіе мнѣній объясняется тѣмъ, что самое понятіе мутаціи весьма неясно. Одни изслѣдователи называютъ этимъ словомъ всякую наслѣдственную варіацію и поэтому могутъ утверждать, что всякое филогенетическое развитіе основывается на мутаціяхъ; для другихъ это слово имѣетъ значительно болѣе узкое значеніе и обозначаетъ только крупныя скачкообразныя измѣненія. Де-Фризъ принялъ въ составъ своей теоріи опредѣленныя воззрѣнія на понятія вида и разновидности, на атавизмъ, законы наслѣдственности, способъ дѣйствія подбора и на многія другія проблемы, такъ что, въ сущности говоря, его теорія обнимаетъ собою всю область эволюціоннаго ученія. Отсюда легко понять, почему нельзя просто принять или отвергнуть теорію мутацій en bloc, и почему различные пункты ея должны быть разсмотрѣны отдѣльно. Де-Фризъ, на основаніи очень обширныхъ и удачно произведенныхъ культуръ, подвергнулъ экспериментальному изслѣдованію проблемы видообразованія и наслѣдственности. Его двухтомное основное сочиненіе, содержащее 1400 страницъ, представляетъ собою весьма почтенный трудъ, который сохранитъ на всѣ времена свою громадную цѣнность и вмѣстѣ съ „Origin of species“ будетъ имѣть значеніе этапа въ исторіи біологіи. Де-Фризъ и въ томъ еще похожъ на знаменитаго англійскаго ученаго, что онъ не только собралъ удивительное количество фактовъ,

но старается также привести ихъ во внутреннюю связь при помощи теоретической спекуляціи и найти имъ соотвѣтствующее мѣсто въ области настоящей науки. Я вполнѣ признаю эти большія заслуги де-Фриза, но, тѣмъ не менѣе, весьма сожалѣю, что онъ недостаточно углубился въ мысли Дарвина и выставилъ противъ нихъ, въ дѣйствительности, вовсе несуществующія возраженія. Онъ не свободенъ также отъ преувеличенной оцѣнки своихъ собственныхъ стремленій, например, когда онъ утверждаетъ, что „экспериментальное“ изслѣдованіе эволюціоннаго ученія стало возможнымъ только благодаря теоріи мутацій. Между тѣмъ очень многіе изслѣдователи еще раньше де-Фриза производили опыты надъ наслѣдственностью естественныхъ и искусственно вызванныхъ варіацій. Какъ говоритъ Коксъ (1909), Дарвинъ примѣнялъ тѣ же самые методы изслѣдованія, что и де-Фризъ, скрещивая растенія, и заставилъ ихъ размножаться путемъ самооплодотворенія, при чемъ точно контролировалъ ихъ потомковъ; тѣмъ же путемъ шли многіе другіе изслѣдователи, отъ Кёльрейтера до Менделя.

Удивительное растеніе, столь обстоятельно изслѣдованное де-Фризомъ, вызвало, конечно, массу недоумѣній. Намъ предстоитъ разрѣшить здѣсь два главныхъ вопроса:

1. Что является причиной возникновенія мутацій и въ какомъ отношеніи стоятъ послѣднія къ другимъ явленіямъ наслѣдственности?

2. Какое значеніе имѣютъ мутанты Oenothera для проблемы эволюціи организмовъ? Слѣдуетъ ли, дѣйствительно, считать ихъ новообразованными „элементарными видами“ и признать мутаціи типичными для первоначальнаго появленія всѣхъ новыхъ видовъ? Можно ли, дѣйствительно, построить „мутаціонную теорію происхожденія видовъ“?

Разсмотримъ сначала первый вопросъ.

a) Американскими изслѣдователями установлено, что при образованіи мутантовъ можетъ произойти измѣненіе въ составѣ хромозомъ. Миссъ Лутцъ (1907) нашла, что O. lamarckiana имѣетъ въ вегетативныхъ клѣткахъ 14, gigas—28 хромозомъ. Гэтсъ (1908) нашелъ у lata тоже 14 (иногда 15) хромозомъ. Бастардъ lata × gigas имѣлъ въ половыхъ ядрахъ 10—11 хромозомъ, т. е. ожидаемое среднее число, $= \frac{7+14}{2}$. Стомпсъ (1912), въ согласіи съ предыдущими данными, нашелъ въ вегетативныхъ ядрахъ бастарда ♀ gigas × ♂ biennis или lamarckiana 21 (14 + 7) хромозому. У lamarckiana и нѣкоторыхъ мутантовъ редукціонное дѣленіе не всегда протекаетъ вполнѣ нормально, такъ что въ распредѣленіи хромозомъ могутъ встрѣчаться различныя неправильности; этимъ, быть можетъ, объясняется слабость нѣкоторыхъ мутантовъ и ихъ неспособность къ образованію функціонирующей пыльцы.

Интересная работа Гиртса (1911) также показываетъ, что число хромозомъ, само по себѣ, еще не имѣетъ рѣшающаго значенія: гибриды gigas × lamarckiana содержитъ въ вегетативныхъ клѣткахъ перваго поколѣнія 21 хромозому, а во второмъ поколѣніи—только 14, такъ какъ 7 хромозомъ распадается, и, несмотря на это, второе поколѣніе ничѣмъ не отличается по наружному виду отъ перваго. Дальнѣйшихъ выводовъ изъ этихъ цитологическихъ фактовъ пока еще сдѣлать невозможно.

b) Различные изслѣдователи неоднократно допускали, что O. lamarckiana можетъ оказаться бастардомъ, такъ какъ бастарды часто даютъ разнородное потомство. Видъ этотъ, вмѣстѣ съ O. cruciata, grandiflora, biennis, Hookeri и muricata образуетъ такъ

называемую группу biennis, которую можно произвести отъ американской основной формы. О происхожденіи lamarckiana неизвѣстно ничего достовѣрнаго: въ Техасѣ она до сихъ поръ не найдена въ дикомъ состояніи. Довольно вѣроятно предположеніе, что она представляетъ собою полигибридную форму, т.-е. возникла благодаря скрещиванію многихъ близко родственныхъ видовъ, при чемъ образовались комплексы факторовъ, которые теперь отъ времени до времени расщепляются, какъ это составляетъ правило для менделирующихъ бастардовъ. На гибридную природу lamarckiana впервые указалъ Бэтсонъ (1902) на томъ основаніи, что пыльца и яички ея деформированы. Макъ Дугаль (1903) сначала не считалъ этотъ аргументъ убѣдительнымъ, такъ какъ у biennis мы имѣемъ еще болѣе деформированную пыльцу, но впослѣдствіи (1907) онъ все-же согласился съ возможностью предшествовавшаго бастардированія. Вполнѣ доказанъ тотъ фактъ, что гибридное происхожденіе есть наиболѣе частая причина одновременнаго возникновенія различныхъ потомковъ отъ одной пары родителей. Вѣроятность гибридизаціи въ данномъ случаѣ является очень значительной, такъ какъ виды группы biennis живутъ въ одной и той же области и оплодотворяются при посредствѣ насѣкомыхъ. По всей вѣроятности, скрещиванія были особенно частыми въ тотъ періодъ, когда различные виды возникли изъ одной основной формы, т. е. когда они стояли ближе другъ къ другу, чѣмъ теперь. Этимъ путемъ можно объяснить, почему мутанты извѣстны не только у lamarckiana. Макъ Дугаль (1901) нашелъ по одному мутанту у O. biennis и cruciata и два у grandiflora, при чемъ онъ думаетъ, что подъ именемъ biennis понимается комплексъ очень близкихъ другъ другу элементарныхъ видовъ.

По Стомпсу (1912) въ одномъ случаѣ при скре-

шиваніи ♀ biennis×♂biennis cruciata во второмъ поколѣніи получился индивидъ nanella, съ тою же воспріимчивостью къ бактеріямъ, какъ и карликовые мутанты lamarckiana; отъ скрещиванія ♀ biennis cruciata ×♂ biennis во второмъ поколѣніи получился экземпляръ semigigas. Такимъ образомъ, и въ этомъ случаѣ появленію мутантовъ предшествовало скрещиваніе.

Для вопроса о происхожденіи lamarckiana имѣютъ значеніе работы Дэвиса (1910—11), который скрещивалъ biennis и grandiflora и получилъ въ первомъ поколѣніи различныя растенія съ отдѣльными свойствами lamarckiana. Такъ напримѣръ, онъ получилъ въ одномъ случаѣ экземпляръ съ расположеніемъ боковыхъ вѣтвей, характернымъ для lamarckiana; въ другомъ случаѣ 4 потомка имѣли волнистыя листья, какъ и lamarckiana, хотя листья обоихъ родителей были гладкими. У многихъ бастардовъ наблюдались цвѣты вида lamackiana. Измѣнчивость во второмъ поколѣніи стала еще больше, но сходство съ первымъ поколѣніемъ не увеличилось. До сихъ поръ еще не удалось соединить всѣ признаки lamarckiana въ одномъ индивидѣ, но все же съ этою возможностью слѣдуетъ считаться. Конечно, еще не доказано, что только эти два вида и принимали участіе въ образованіи lamarckiana.

Изъ приведенныхъ фактовъ можно заключить, что виды группы biennis часто обладаютъ одинаковыми наслѣдственными факторами; виды эти частью скрещивались другъ съ другомъ, слѣдовательно, не представляютъ собою чистыхъ видовъ и даютъ при размноженіи мутаціонныя формы, иногда обладающія тѣми же признаками, какъ и родители. Способность къ образованію мутантовъ свойственна, вѣроятно, всей группѣ biennis. Меньшее значеніе имѣетъ вопросъ, происходитъ ли lamarckiana прямо отъ основной формы или же отщепилась отъ нея вторично, какъ мутантъ, а по-

этому и не встрѣчается въ дикомъ состоянiи; опыты Дэвиса говорятъ больше за вторую возможность.

Недавно Тоуэръ (1910) опубликовалъ очень интересные опыты, подтверждающiе послѣднiй взглядъ. Опыты эти доказываютъ, что, несмотря на постоянство полигибридовъ, они могутъ, однако, дать начало извѣстному проценту мутантовъ. Онъ перенесъ въ 1905 году на одинъ изъ острововъ рѣки Бальзасъ (Мексика) три очень близкихъ другъ къ другу вида жуковъ (Leptinatarsa decemlineata [= A], oblongata [= B] и multitaeniata [= C]), по 20 экземпляровъ каждаго, убѣдившись предварительно, что на островѣ и въ его окрестностяхъ эти виды не встрѣчаются. Въ первомъ поколѣнiи ихъ гибридовъ на островѣ появилась форма D, промежуточная между A и B, и другая форма E, промежуточная между A и C; во второмъ поколѣнiи возникла новая форма, средняя между D и E, т. е. соединившая въ себѣ признаки всѣхъ трехъ видовъ. Получившiйся полигибридъ оказался особенно устойчивымъ, такъ какъ только онъ одинъ перенесъ суровую зиму 1907 года, тогда какъ всѣ остальные виды погибли. Съ 1908 года Тоуэръ сталъ разводить его въ Чикаго, причемъ полигибридъ оказался постояннымъ, но отъ времени до времени отщеплялъ новыя формы. Отсюда Тоуэръ заключаетъ, что „мутацiонный перiодъ, въ той формѣ, какъ его описываетъ де-Физъ для Oenothera lamarkiana, можно считать измѣнчивостью, которая слѣдуетъ за сложными скрещиванiями“. Когда тотъ же опытъ былъ повторенъ въ Эскамелѣ (Оризаба) на высотѣ 2000 футовъ, то средняя форма между decemlineata и oblongata оказалась единственной способной къ существованiю. Форма эта при дальнѣйшемъ разведенiи въ Чикаго также осталась постоянной и отщепила цѣлый рядъ мутантовъ. Наконецъ, тотъ же опытъ, повторенный

въ Desert laboratory въ Тусконѣ (Аризона), привелъ къ исключительному господству decemlineata, которая въ Чикаго оказалась постоянной и отщепила 2—3% мутантовъ, обнаружившихъ признаки родителей въ различныхъ комбинаціяхъ.—Этими важными опытами доказываются слѣдующія положенія.

1. Свободное скрещиваніе близко родственныхъ видовъ можетъ привести къ образованію новыхъ, постоянныхъ формъ.

2. Такіе постоянные полигибриды отщепляютъ извѣстное количество мутантовъ.

3. Свободное скрещиваніе однихъ и тѣхъ же видовъ можетъ, въ зависимости отъ обстоятельствъ, произвести различныхъ полигибридовъ.

Изъ послѣдняго опыта Тоуэра можно сдѣлать довольно вѣроятный выводъ, что полигибрицъ по внѣшности можетъ походить на основную форму и только отщепленіе мутантовъ обнаруживаетъ въ его зародышевой плазмѣ присутствіе иныхъ элементовъ.

Намъ предстоитъ теперь рѣшить вопросъ, представляетъ ли мутаціонная способность организмовъ явленіе, стоящее особнякомъ, или же намъ извѣстны и другіе аналогичные примѣры.

Во второмъ изданіи своей книги я высказалъ взглядъ, что Oenothera lamarckiana принадлежитъ къ такъ называемымъ полиморфнымъ видамъ. Подъ систематическимъ полиморфизмомъ подразумѣвается сложность вида: одинъ и тотъ же видъ постоянно слагается изъ различныхъ формъ, выступающихъ или одновременно (половой ди ,три-и полиморфизмъ общественныхъ насѣкомыхъ: у муравья Leptothorax emersoni постоянно имѣется не менѣе 11 различныхъ женскихъ формъ), или же послѣдовательно (чередованіе поколѣній, сезонный диморфизмъ). Въ третьемъ изданіи я отказался отъ этого взгляда, такъ какъ характернымъ для полиморфизма

является закономѣрное возникновенiе всѣхъ формъ въ каждомъ циклѣ поколѣнiй, тогда какъ въ появленiи мутантовъ Oenothera такой закономѣрности не наблюдается.

Какiя причины обусловливаютъ возникновенiе у полиморфнаго вида одной формы изъ другой, объ этомъ мы пока знаемъ слишкомъ мало. Повидимому, несомнѣнно, что здѣсь существуетъ не одно простое менделевское расщепленiе и что каждая форма обусловлена не однимъ наслѣдственнымъ факторомъ, а цѣлымъ комплексомъ взаимно связанныхъ единицъ, которыя, благодаря смѣнѣ валентности, становятся то активными, то латентными. Въ этомъ отношенiи полиморфныя формы обнаруживаютъ большое сходство съ мутантами Oenothera, а поэтому и послѣднiя могутъ быть причислены къ систематическому полиморфизму въ широкомъ смыслѣ слова.

Oenothera обнаруживаетъ нѣкоторое сходство и съ тѣми формами, которыя де-Фризъ назвалъ „постоянно измѣняющимися разновидностями" или „eresporting varieties" и которыя встрѣчаются преимущественно среди культурныхъ растенiй, особенно среди садовыхъ цвѣтовъ. Разновидности эти характеризуются тѣмъ, что у нихъ нѣкоторыя формы всегда латентно содержатъ одну или нѣсколько другихъ, отщепляющихся при самооплодотворенiи, при чемъ численныя отношенiя потомства чрезвычайно непостоянны. Числа, по сравненiю съ Oenothera, обычно выше, т.-е. измѣненныя формы въ потомствѣ появляются чаще, и нѣтъ никакого основанiя принимать для этихъ постоянно измѣнчивыхъ разновидностей присутствiе цѣлаго комплекса наслѣдственныхъ единицъ. Они могутъ основываться на одномъ факторѣ, такъ какъ они болѣе просты по своей природѣ и не вызываютъ никакихъ измѣненiй наружнаго вида Сюда относятся, напримѣръ, цвѣты львинаго зѣва съ

ихъ разнообразной окраской. Де-Фризъ (1901) произвелъ интересное изслѣдованіе надъ Antirrhinum majus въ его разновидности luteum rubrostriatum. Разновидность эта обладаетъ желтыми цвѣтами съ красными полосками и очень непостоянна, такъ какъ полосы бываютъ различной ширины и цвѣты могутъ быть чисто красными. Кромѣ того, часто появляются вѣтви съ красными цвѣтами, какъ почечная варіація. Самооплодотвореніе дало слѣдующія наслѣдственныя отношенія:

Экземпляры съ тонкими полосами наслѣдственны въ 95—98%, даютъ 5—2% красныхъ.

Экземпляры съ широкими полосами наслѣдственны въ 70%, даютъ 30% красныхъ.

Экземпляры съ красными цвѣтами наслѣдственны въ 75%, даютъ 25% полосатыхъ.

Основная форма Antirrhinum majus имѣетъ красные цвѣты, поэтому красные цвѣты разновидности слѣдуетъ считать возвратомъ (атавизмомъ).

Къ постоянно измѣняющимся разновидностямъ относятся, прежде всего, многія аномаліи: махровые цвѣты, волнистые листья, превращеніе тычинокъ въ пестики у мака, трехдольность и сростнодольность (сростаніе сѣмядолей), скручиваніе и фасціація (расширеніе) стебля, скручиваніе листьевъ и т. п. Мы обязаны де-Фризу цѣнными и обширными изслѣдованіями надъ наслѣдственной передачей этихъ измѣненій; передача можетъ быть почти полной („среднія расы“ де-Фриза) и можетъ быть незначительной („полурасы“). Чтобы избѣжать недоразумѣній, лучше называть полурасы слабыми расами, потому что термины полурасы и среднія расы, при обычномъ словоупотребленіи, однозначны. Характерно, что во всѣхъ подобныхъ случаяхъ, поскольку это можно заключить изъ опытовъ де-Фриза, даже продолжительный подборъ не ведетъ къ

полному постоянству. Данный органъ колеблется между двумя крайними положеніями, напримѣръ, цвѣты между простыми и махровыми, листья между зелеными и сильно пятнистыми, но никогда не удается вполнѣ раздѣлить оба состоянія. Можно вполнѣ согласиться съ де-Фризомъ, что всегда въ зародышевой плазмѣ присутствуютъ двѣ антагонистическія наслѣдственныя единицы, активная и латентная. При процессѣ измѣненія активный зачатокъ находится подъ большимъ или меньшимъ вліяніемъ латентнаго. Въ очень рѣдкихъ случаяхъ оба зачатка становятся активными: такъ напримѣръ, у Anemone coronaria одинъ и тотъ же цвѣтокъ можетъ оказаться наполовину простымъ и наполовину махровымъ. Который зачатокъ долженъ стать окончательно активнымъ, это зависитъ какъ отъ внутреннихъ, такъ и отъ внѣшнихъ условій: опытъ учитъ насъ, что при хорошемъ питаніи процентъ аномалій повышается, тогда какъ при неблагопріятныхъ условіяхъ увеличивается число атавистовъ, т. е. нормальныхъ формъ. Непостоянныя мутаціи Oenothera, несомнѣнно, обнаруживаютъ большое сходство съ этими постоянно измѣнчивыми разновидностями. O. scintillans, elliptica и sublinearis при самооплодотвореніи воспроизводятъ всѣ свои признаки лишь у части потомства, а другая часть принадлежитъ къ иному типу или типамъ. Разница здѣсь заключается въ томъ, что измѣняющіеся разновидности отличаются другъ отъ друга въ одномъ лишь признакѣ, непостоянныя же мутаціи во многихъ, при чемъ всякій разъ опредѣленный кругъ отклоненій появляется одновременно. Постоянныя мутаціи отличаются отъ непостоянныхъ лишь количественно: способность къ образованію мутацій у первыхъ значительно уменьшена, проявляется не въ каждомъ поколѣніи и не ведетъ къ возврату къ основной формѣ—O. lamarckiana.

Какое же значеніе для проблемы возникновенія

новыхъ формъ имѣютъ явленія, связанныя съ этимъ интереснымъ растеніемъ? Для многихъ растительныхъ формъ (Draba verna, Salix, Rubus, Hieracium) извѣстно очень большое количество подвидовъ, живущихъ въ одной и той же области. Изъ этого факта Нэгели выводитъ заключеніе, что подобныя формы имѣли „общественное возникновеніе". Аналогичные факты извѣстны и въ животномъ мірѣ. Я напомню о болѣе чѣмъ 100 видахъ Gammarus, обитающихъ, по даннымъ Дыбовскаго, въ Байкальскомъ озерѣ, о 80 видахъ Chromidae озера Танганайки, о богатствѣ видами рода Achatinella на Сандвичевыхъ островахъ Оагу и Молокаи и о многочисленныхъ, замѣчательно своеобразныхъ Cladocera изъ Каспійскаго моря, которыхъ описалъ Ф. О. Сарсъ, какъ роды Cercophagis и Apagis, и которыхъ онъ выводитъ изъ повсюду распространеннаго рода Bythotrephes. Конечно, еще нужно изслѣдовать, какое значеніе имѣетъ біологическая изоляція для возникновенія или сохраненія такихъ близко родственныхъ формъ, живущихъ въ одной и той же области. Нельзя, однако, отрицать допустимости того предположенія, что внезапная мутація, подобная мутаціямъ Oenothera, оказалась главнымъ источникомъ мѣстнаго богатства формъ, которое привело къ образованію настоящихъ видовъ, при условіи изолированности отдѣльныхъ формъ въ половомъ отношеніи. Возможно также, что подобное массовое видообразованіе вовсе не представляетъ собою рѣзкаго явленія, но большинство созданныхъ этимъ путемъ формъ не могло, вѣроятно выдержать борьбы за существованіе по причинѣ своей меньшей приспособленности въ отношеніи одного или нѣсколькихъ пунктовъ организаціи сравнительно съ основной формой. Мы видимъ вѣдь, что ни одинъ мутантъ O. lamarkiana не можетъ въ естественныхъ условіяхъ подавить послѣднюю. Только

laevifolia и brevistylis могли сохраниться на полѣ Гильверзумъ въ небольшомъ количествѣ индивидовъ.

Однако, эти два мутанта ясно доказываютъ, что мутація можетъ привести къ образованію новыхъ, способныхъ къ самостоятельному существованію формъ, занимающихъ, при дальнѣйшемъ распространеніи, извѣстныя особенно благопріятныя для нихъ области; при этихъ условіяхъ мутанты могутъ превратиться въ настоящіе виды, такъ какъ смѣшеніе съ основной формой невозможно. По Макъ-Дугалю (1901), O. biennis состоитъ изъ цѣлаго комплекса подвидовъ, занимающихъ одну и ту же область, или, по крайней мѣрѣ, хоть частью совпадающихъ въ своемъ распространеніи. То же самое можно сказать о родахъ Crataegus и Opuntia. Изъ этихъ данныхъ опять-таки можно было бы предположить общественное возникновеніе формъ и сдѣлать выводъ, что мутація полигибридовъ, подобная мутаціямъ O. lamarciana, способна произвести, прерывистымъ путемъ, близкіе другъ другу виды.—Но можемъ ли мы обобщить этотъ выводъ и сказать, что всѣ новые виды происходятъ такимъ же путемъ, какъ внезапныя измѣненія внѣшней формы? Де-Фризъ далъ первому тому своей „Мутаціонной теоріи“ второе заглавіе: „Происхожденіе видовъ путемъ мутацій“: онъ не сомнѣвается, что принципіально эволюція всегда совершается точно такъ же, какъ у O. lamarckiana. Противъ такого воззрѣнія можно привести очень вѣскіе доводы, можно даже легко показать, что теорія мутацій, какъ общее объясненіе процесса эволюціи, совершенно опровергнута. Мутаціи, т. е. внезапныя измѣненія внѣшняго вида, не были главными факторами видообразованія, ибо:

1) большинство видовъ и разновидностей отличается другъ отъ друга только опредѣленными признаками, основывающимися на независимыхъ факторахъ, причемъ

нерѣдко отличія носятъ чисто качественный характеръ;

2) мутанты встрѣчаются слишкомъ рѣдко и

3) они не даютъ начала приспособленіямъ и неспособны къ прогрессивному совершенствованію.

1. Новѣйшія изслѣдованія въ области наслѣдственности показали, что большинство разновидностей отличается отъ основной формы и другъ отъ друга вполнѣ независимыми признаками, которые могутъ комбинироваться самыми разнообразными способами по правилу Менделя. Нѣкоторыя изъ этихъ комбинацій тотчасъ же, при взаимномъ спариваніи или самооплодотвореніи, оказываются постоянными въ наслѣдственномъ отношеніи, т.-е. при условіи половой или географической изоляціи тотчасъ же должны превратиться въ настоящіе виды. Все богатство формъ изслѣдованныхъ до сихъ поръ видовъ пока во всѣхъ случаяхъ можетъ быть сведено къ менделевскимъ комбинаціямъ факторовъ и до сихъ поръ не найдено ни одного факта, подобнаго мутаціямъ Oenothera, если не считать тоуэровскихъ полигибридовъ. Очень часто различія между разновидностью и основной формой или между двумя близко родственными видами носятъ чисто качественный характеръ и основаны на самостоятельныхъ наслѣдственныхъ единицахъ. Поэтому не подлежитъ сомнѣнію, что въ природѣ новыя разновидности не отличаются, подобно мутантамъ Oenothera, иной внѣшней формой, т.-е. не пріобрѣтаютъ новыхъ свойствъ почти во всѣхъ органахъ; только нѣкоторые признаки нѣсколько измѣняются, и лишь очень постепенно, съ теченіемъ времени, измѣненія эти суммируются и ведутъ къ образованію новыхъ видовъ. Теоретически мы объясняемъ эту противоположность тѣмъ обстоятельствомъ, что при обычномъ возникновеніи видовъ и разновидностей дѣло идетъ объ измѣненіи и о различныхъ комбинаціяхъ самостоятельныхъ наслѣдствен-

ныхъ единицъ, тогда какъ въ мутаціяхъ Oenothera происходитъ перегруппировка и смѣна валентности цѣлыхъ комплексовъ факторовъ. Слѣдовательно, мутація представляетъ собою не обыкновенный, а аберрантный типъ видообразованія, о распространенности котораго пока еще ничего нельзя сказать.

Граница между мутаціями или измѣненіями наружнаго вида и менделевскою наслѣдственностью не вполнѣ рѣзка, такъ какъ въ предѣлахъ одного мутанта Oenothera, точно также какъ и между многими мутантами, имѣютъ мѣсто настоящія менделирующія различія. При самооплодотвореніи мутанты не даютъ вполнѣ постоянныхъ элементарныхъ видовъ.

2. Рѣдкость, т.-е. малое количество индивидовъ, мутантовъ при ихъ первомъ появленіи не говоритъ въ пользу ихъ эволюціоннаго значенія. Въ борьбѣ за существованіе большую роль играетъ численность индивидовъ. Новая мутація, сразу появившаяся въ большомъ количествѣ экземпляровъ, гораздо скорѣе сохранится рядомъ съ господствующей формой, чѣмъ немногочисленныя ея представители. Я допускаю при этомъ, что новый индивидъ не уступаетъ материнскому виду ни въ приспособленности, ни въ плодовитости, и элиминація зависитъ лишь отъ случайныхъ ситуаціонныхъ преимуществъ. Допустимъ, что на опредѣленной площади можетъ жить совмѣстно не болѣе 1000 однолѣтнихъ растеній одного и того же вида и что между ними есть $1\% = 10$ мутантовъ. Если каждый индивидъ производитъ 1000 сѣмянъ, то на слѣдующій годъ появится 1.000.000 конкурентовъ, изъ коихъ, для сохраненія 1000 экземпляровъ, должно погибнуть 999.000. Среди этихъ 1000 счастливцевъ должны находиться и 10 мутантовъ, чтобы новая форма удержалась на первоначальной численной высотѣ. Но случай, очевидно, можетъ отнести эти 10 экземпляровъ къ числу

999.000, приговоренныхъ къ смерти, что равносильно полному вымиранію новой формы. Даже при 3% мутантовъ мы легко можемъ получить тотъ же результатъ, который вдобавокъ можетъ повторяться изъ года въ годъ. Разсужденіе это является важнымъ аргументомъ противъ мутацій де-Фриза, такъ какъ при его десятилѣтней культурѣ и общемъ числѣ индивидовъ приблизительно въ 53.000 наиболѣе обычный процентъ мутаціонныхъ формъ составлялъ всего 0,7. Я показалъ еще раньше, что даже если мутантъ имѣетъ преимущество въ борьбѣ за существованіе передъ основной формой, то онъ можетъ лишь стѣснить послѣднюю.

3. Еще болѣе серьезныя затрудненія вытекаютъ изъ того факта, что мутаціи Oenothera совершенно непригодны для объясненія приспособленій. Мутанты, отличаются, какъ мы знаемъ, отъ O. lamarckiana „незначительными отклоненіями почти во всѣхъ пунктахъ“. Иными словами, измѣненія совершаются почти во всѣхъ органахъ, но при этомъ совершенно лишены направленія. Gigas оказалась сильнѣе, albidla слабѣе, lata обладаетъ широкими, oblonga—узкими листьями. Цвѣты у gigas стали больше, у rubrinervis болѣе темнаго желтаго цвѣта, у scintillans меньше и у albida блѣднѣе. Завязь у rubrinervis длиннѣе, у gigas толще, у lata округлой формы, у oblongata—меньше и у brevistylis почти безъ сѣмянъ. Де-Фризъ заключаетъ отсюда, „что почти всѣ свойства варіируютъ въ противоположныхъ направленіяхъ и что наша группа мутантовъ представляетъ собою богатый матеріалъ для просѣивающаго дѣйствія естественнаго подбора“. Я сказалъ бы, что здѣсь слишкомъ много матеріала, такъ много, что вообще не остается ничего подходящаго. Ибо если каждый новый мутаціонный толчекъ влечетъ за собою измѣненіе всѣхъ органовъ и передѣлываетъ это безъ

всякаго направленія и правила, то ясно, что весь этотъ процессъ не приведетъ къ какимъ либо усовершенствованіямъ, а будетъ лишь означать шагъ назадъ по пути приспособленія. Инженеръ, старающійся усовершенствовать машину путемъ произвольнаго измѣненія всѣхъ важныхъ частей ея, получитъ всегда грустные результаты, даже если онъ предприметъ опыты съ весьма разнообразными комбинаціями измѣненій. Мутаціи Oenothera непригодны для филогенетическаго прогресса, такъ какъ измѣненія здѣсь коррелятивно связаны другъ съ другомъ и ни одинъ органъ не можетъ сохранить собственнаго направленія развитія. Конечно, всякій органъ долженъ имѣть возможность варьировать по всѣмъ направленіямъ, чтобы, въ крайнемъ случаѣ, хоть нѣкоторые индивиды могли послужить для сохраненія вида. Въ этомъ смыслѣ измѣнчивость не должна имѣть опредѣленнаго направленія. Всякій органъ долженъ быть самостоятельнымъ въ своей дифференцировкѣ: одинъ можетъ измѣняться прогрессивно, другой—регрессивно, а третій останется произвольное время на одномъ уровнѣ развитія. Но если новая мутація безпорядочно измѣняетъ всѣ важныя части организма, то иногда могутъ произойти извѣстныя улучшенія, но, въ большинствѣ случаевъ, приспособленность органовъ понизится, ибо гораздо меньше путей ведетъ къ прогрессу, чѣмъ къ регрессу. Такимъ образомъ, общій результатъ будетъ шагомъ назадъ. Дѣйствительно, до сихъ поръ ни одинъ мутантъ O. lamarckiana не сохранился нигдѣ. На полѣ Гильверзумъ появились „существенно тѣ же формы“, что и при культурахъ, но онѣ „въ большинствѣ случаевъ скоро погибли“. Только два мутанта (laevifolia и brevistylis) сохранились въ небольшомъ количествѣ экземпляровъ въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ, откуда,

впрочемъ, вовсе не слѣдуетъ, чтобы онѣ сохранились и дольше. При затрудненныхъ условіяхъ существованія brevistylis навѣрное погибнетъ, такъ какъ она „почти не даетъ сѣмянъ“. Опытное наблюденіе вполнѣ подтверждаетъ наши теоретическія разсужденія.

Наше послѣднее возраженіе связано съ предположеніемъ де-Фриза, согласно которому мутированіе происходитъ періодически и смѣняется длинными періодами постоянства. Если де-Фризъ хочетъ этимъ сказать, что въ теченіе періода постоянства никакое внѣшнее воздѣйствіе не можетъ вызвать наслѣдственныхъ измѣненій, то его гипотеза противорѣчитъ всякому опыту. Каждый точно изслѣдованный видъ обнимаетъ собою наслѣдственныя расы. Принявъ гипотезу де-Фриза, мы сильно сузимъ саму возможность эволюціи, ибо борьба за существованіе непрестанно колеблется въ ту и другую сторону и ставитъ организмамъ весьма разнообразныя требованія, такъ что такая постоянная форма должна была бы неминуемо погибнуть. Конечно, „періодъ мутацій“ не представляютъ собою необходимой составной части теоріи де-Фриза. Кажущееся постоянство легко можно объяснить отсутствіемъ интенсивныхъ раздраженій, т.-е. періодическимъ постоянствомъ внѣшняго міра.

Я выражу результатъ нашей оцѣнки эволюціоннаго значенія мутацій, поскольку подъ ними понимаются внезапныя измѣненія внѣшней формы, по образцу мутантовъ O. lamarckiana, почти въ тѣхъ же словахъ, какими я закончилъ въ 1904 г. свою лекцію въ Бернѣ:

Мутаціи не представляли собою матеріала, благодаря которому стало возможнымъ развитіе, или эволюція отъ первоначально простыхъ до все болѣе и болѣе сложныхъ существъ; онѣ не играли

главной роли въ исторіи происхожденія организмовъ. Однако, онѣ могли увеличить количество близко родственныхъ другъ другу формъ на опредѣленной ступени организаціи. При этомъ процессѣ, повидимому, часто возникаютъ менѣе приспособленные индивиды, которые быстро уничтожаются естественнымъ подборомъ. Подъ мутаціями слѣдуетъ понимать внезапныя измѣненія валентности зародышевой плазмы; онѣ выражаются въ томъ, что многочисленные органы или свойства измѣняются, хотя и незначительнымъ образомъ, но въ самыхъ разнообразныхъ направленіяхъ. Подобныя колебанія валентности, повидимому, представляютъ собою слѣдствія предшествовавшаго полигибридизма, такъ какъ мутанты извѣстны для многихъ видовъ Oenothera, при чемъ они неоднократно превращались въ молодые виды. Точно также опыты Тоуэра надъ Leptinotarsa подтверждаютъ, что полигибриды способны къ отщепленію отдѣльныхъ мутантовъ. Такимъ образомъ, не слѣдуетъ преувеличивать значенія мутацій; онѣ ведутъ къ возникновенію не главныхъ вѣтвей родословнаго дерева, а, самое большее, незначительныхъ боковыхъ вѣточекъ.

Перев. И. К. Дембовскій.

I. Гроссъ.

О промежуточной и альтернативной наслѣдственности [1]).

1. Введеніе.

Въ моихъ прежнихъ работахъ я сдѣлалъ попытку выступить противъ взгляда, раздѣляемаго въ настоящее время почти всѣми изслѣдователями наслѣдственности, взгляда, который усматриваетъ въ правилахъ Менделя универсальные законы, управляющіе всѣми явленіями наслѣдованія. Мои выводы остались почти незамѣченными, и я оставилъ бы вопросъ въ этомъ положеніи, если бы въ послѣднее время не появилось нѣсколько работъ, которыя даютъ мнѣ возможность хотя бы до извѣстной степени столковаться съ моими противниками.

Передъ тѣмъ какъ перейти къ изложенію вопроса, я хочу для тѣхъ читателей, которымъ остались неизвѣстны мои прежнія работы, еще разъ вкратцѣ изложить мою точку зрѣнія.

Вмѣстѣ съ Дарвиномъ, Менделемъ, Вейсманномъ и вообще почти со всѣми старыми изслѣдователями я различаю прежде всего два принципіально различныхъ

---

[1]) Статья изъ „Biologisches Centralblatt“, Bd. XXXII, 1912, № 10, 11.

типа наслѣдственности. При промежуточномъ типѣ потомки соединяютъ признаки родителей, занимая, такимъ образомъ, среднее положеніе между ними, часто, однако, съ сильными уклоненіями въ сторону отца или въ сторону матери. Въ данномъ случаѣ отцовскіе и материнскіе наслѣдственные факторы, соединенные вмѣстѣ въ зиготѣ, производятъ общее дѣйствіе при опредѣленіи дочерняго организма.

При альтернативномъ же наслѣдованіи потомки похожи или на одну или на другую родительскую форму: такимъ образомъ, изъ наслѣдственныхъ факторовъ, соединенныхъ въ зиготѣ, дѣйствуютъ факторы только одного изъ родителей. Относящіеся сюда случаи опять-таки образуютъ двѣ категоріи. Въ первомъ случаѣ (типъ де-фризовскаго наслѣдованія) уже первое дочернее поколѣніе распадается на двѣ группы, изъ которыхъ каждая похожа на одного изъ родителей, и численное отношеніе между ними можетъ быть весьма различнымъ; въ послѣдующихъ поколѣніяхъ наблюдается то же явленіе. Во второмъ случаѣ (менделевскій типъ) все первое поколѣніе похоже только на одного изъ родителей, особенности котораго, такимъ образомъ, доминируютъ надъ особенностями другой родительской формы, въ то время какъ второе поколѣніе расщепляется въ извѣстномъ отношеніи 3 : 1.

Различія между отдѣльными типами наслѣдственности объясняются, безъ сомнѣнія, различными отношеніями въ зародышевой плазмѣ. Изъ теоріи зародышевой плазмы Вейсманна я вывелъ заключеніе, которое оказывается удовлетворительнымъ при объясненіи даже наиболѣе трудныхъ случаевъ. Именно вмѣстѣ съ Вейсманномъ я разсматриваю каждую хромозому, какъ нѣкоторый идантъ, состоящій изъ потенціально равноцѣнныхъ между собою идъ. Если мы предположимъ, что всѣ хромозомы равноцѣнны, то, ко-

нечно, и всѣ иды ядра будутъ равноцѣнными, такъ какъ каждая изъ нихъ въ такомъ случаѣ будетъ содержать всѣ элементы зародышевой плазмы. Если же хромосомы не равноцѣнны, что, повидимому, показываютъ работы Бовери (1902), Сёттона (1902) и другихъ, и если каждая изъ нихъ содержитъ только опредѣленную часть наслѣдственнаго вещества, то въ этомъ случаѣ каждая ида заключаетъ въ себѣ также только часть зародышевой плазмы, а всѣ иды одного иданта обладаютъ зародышевой плазмой одного и того же сорта. Поэтому мы можемъ встрѣтить столько детерминантовъ, или зачатковъ отдѣльныхъ признаковъ, сколько будетъ существовать въ ядрѣ равноцѣнныхъ идъ, иными словами, столько зачатковъ, сколько идъ заключаетъ въ себѣ одна хромозома или, согласно старымъ представленіямъ, весь комплексъ хромозомъ.

И, въ самомъ дѣлѣ, изъ различныхъ отношеній детерминантовъ и идъ нетрудно вывести всѣ существующіе типы наслѣдованія. Если детерминанты родительскихъ зародышевыхъ плазмъ относятся другъ къ другу „гармонично“, т.-е. если они дѣйствуютъ при построеніи дочерняго организма совмѣстно, то этотъ послѣдній долженъ обнаруживать смѣшеніе родительскихъ признаковъ, и получается промежуточная наслѣдственность. Если же они взаимно исключаютъ другъ друга, то вліяніе одного детерминанта подавляетъ вліяніе другого и потомки обнаруживаютъ сходство только съ однимъ изъ родителей, т. е. здѣсь имѣетъ мѣсто альтернативная наслѣдственность.

Раздѣленіе альтернативнаго типа наслѣдованія на двѣ категоріи основывается также на различныхъ отношеніяхъ идъ. Какъ у детерминантовъ, такъ и у идъ мы можемъ наблюдать различныя степени родства другъ съ другомъ. При де-фризовскомъ типѣ, подобно

тому, что наблюдается при промежуточной наслѣдственности, иды скрещивающихся формъ еще очень сходны; поэтому при образованіи хромозомъ въ каждомъ идантѣ отцовскія и материнскія иды будутъ соединяться. Въ какомъ численномъ отношеніи произойдетъ это явленіе, зависитъ исключительно отъ случая и, такимъ образомъ, здѣсь происходитъ широкій обмѣнъ идами. Когда затѣмъ при редукціонныхъ дѣленіяхъ отцовскія и материнскія хромозомы расходятся, то каждая изъ нихъ будетъ состоять изъ двоякаго рода идъ, число которыхъ подвержено колебаніямъ. Въ каждомъ такомъ случаѣ зиготы получаютъ смѣшанными оба рода зачатковъ и опять въ различныхъ численныхъ отношеніяхъ.

Если мы сдѣлаемъ теперь одно простое допущеніе — а возможность такого допущенія я доказалъ уже въ моей предыдущей работѣ (1906) — именно, что каждый разъ проявляетъ свое вліяніе та форма идъ или детерминантовъ, которая въ данной зародышевой плазмѣ является преобладающей, то всѣ явленія наслѣдованія, наблюдаемыя у гибридовъ различныхъ мутантовъ энотеры и всѣхъ другихъ аналогично относящихся другъ къ другу растительныхъ и животныхъ формъ, становятся легко объяснимыми. Благодаря процессу обмѣна, постоянно образуются новыя комбинаціи идъ и только въ рѣдкихъ случаяхъ получаются чистыя гаметы. Расщепленіе происходитъ поэтому не въ строго опредѣленныхъ простыхъ численныхъ отношеніяхъ, а въ самыхъ разнообразныхъ и постоянно варьирующихъ въ рядѣ слѣдующихъ другъ за другомъ поколѣній. И уже первое дочернее поколѣніе здѣсь не является однороднымъ, а расщепляется на обѣ родительскія формы. Если эти послѣднія дѣйствительно чистыя формы, т.-е. если ихъ зародышевая плазма состоитъ исключительно изъ одинаковыхъ идъ, то онѣ

обѣ должны появиться у потомства въ приблизительно равномъ отношенiи другъ къ другу, и это въ дѣйствительности наблюдалось въ многочисленныхъ опытахъ скрещиванiя бабочекъ, произведенныхъ Штандфусомъ.

Если же одна изъ родительскихъ формъ въ своей зародышевой плазмѣ уже содержитъ иды другой формы, хотя бы и въ такомъ ничтожномъ количествѣ, что онѣ обычно не могутъ проявить своего дѣйствiя, то при соединенiи гаметъ, содержащихъ, слѣдовательно, иды обоего рода, могутъ получаться крайне разнообразныя комбинацiи. При этомъ въ большинствѣ зиготъ будутъ преобладать тѣ иды, которыя заключались въ зародышевыхъ плазмахъ исходныхъ формъ.—Такимъ образомъ, легко объясняются результаты, полученные де-Фризомъ при скрещиванiи мутантовъ энотеры съ основной формой: въ слѣдующихъ поколѣнiяхъ преобладала всегда эта послѣдняя, тогда какъ мутанты составляли 20% и только въ рѣдкихъ случаяхъ 45% общаго числа потомковъ.

Итакъ, у де-фризовскихъ мутантовъ и во всѣхъ другихъ аналогичныхъ случаяхъ постоянно наблюдается обмѣнъ идами, какъ и при обыкновенной промежуточной наслѣдственности; въ случаяхъ же наслѣдованiя по Менделю это явленiе совершенно отсутствуетъ. Въ этихъ случаяхъ иды скрещиваемыхъ между собою формъ стали настолько различными, что болѣе уже не могутъ соединиться въ одномъ идантѣ. При новомъ возникновенiи хромозомъ (послѣ стадiи покоя) иды обоего рода распредѣляются въ чистомъ видѣ по тѣмъ идантамъ, отъ которыхъ онѣ произошли; такимъ образомъ, возникаютъ чистыя гаметы и въ связи съ этимъ обнаруживаются численныя отношенiя менделевскаго правила расщепленiя.—Правило преобладанiя такъ же легко объясняется при помощи

этой гипотезы. Такъ какъ при менделистической наслѣдственности, какъ было сказано выше, нѣтъ обмѣна идами, то первое дочернее поколѣніе должно быть однороднымъ, т.-е. имѣть форму только одного изъ родителей.

Для тѣхъ случаевъ, при которыхъ между зародышевыми плазмами не происходитъ обмѣна идами, я ввелъ понятіе „отталкиваніе" (Repulsion) идъ, которымъ буду пользоваться также и въ настоящей работѣ.

Такимъ образомъ, я счелъ необходимымъ принять три различные типа наслѣдственности, въ то время какъ менделисты думаютъ выйти изъ всѣхъ затрудненій съ помощью одного только типа. Въ дальнѣйшемъ изложеніи мы снова попытаемся выяснить, дѣйствительно-ли всѣ относящіяся сюда явленія могутъ быть безъ натяжки подведены подъ одну общую схему.

2. Существуетъ ли промежуточная наслѣдственность?

Вплоть до послѣднихъ лѣтъ промежуточная наслѣдственность считалась и въ наукѣ и среди сельскихъ хозяевъ-практиковъ наиболѣе распространеннымъ и наиболѣе важнымъ типомъ наслѣдованія. Случаи альтернативнаго наслѣдованія относили къ категоріи рѣдкихъ и не имѣющихъ большого значенія явленій, появляющихся случайно и не играющихъ замѣтной роли, особенно при образованіи видовъ и разновидностей въ природныхъ условіяхъ. Еще Мендель признавалъ рѣзкое различіе между этими двумя типами наслѣдственности. Такъ какъ это обстоятельство обычно опускается или, по меньшей мѣрѣ, замалчивается научной школой, украшающей себя его именемъ, то я хочу здѣсь дословно процитировать

надлежащее мѣсто изъ его второй работы, въ надеждѣ спасти его отъ забвенія. „Бастарды у Pisum, говоритъ онъ, полученные путемъ непосредственнаго скрещиванія двухъ формъ между собою, во всѣхъ случаяхъ имѣютъ одинаковый типъ, потомки же ихъ обнаруживаютъ отличія и варьируютъ [1]) по опредѣленному закону. У Hieracium, согласно всѣмъ произведеннымъ до настоящаго времени опытамъ, повидимому, имѣетъ мѣсто прямо противоположное явленіе. Уже при обсужденіи опытовъ надъ горохомъ указывалось на существованіе бастардовъ, потомки которыхъ не варьируютъ, что, напримѣръ, имѣетъ мѣсто у бастардовъ ивы (Salix), которые, по наблюденіямъ Вихуры, размножаются безъ измѣненія, подобно чистымъ формамъ.

Послѣдователи Менделя давно уже утратили ту осторожность и осмотрительность, съ которой самъ создатель теоріи высказывалъ свои взгляды. Изъ его правилъ, имѣющихъ значеніе только въ опредѣленныхъ и относительно рѣдкихъ случаяхъ, они пожелали сдѣлать универсальные „законы природы“, существованіе же другихъ типовъ наслѣдственности, не укладывающихся въ рамки этихъ правилъ, они просто не пожелали признать. И, благодаря созданію многочисленныхъ вспомогательныхъ, гипотезъ, имъ удалось достигнуть того, что даже самая возможность существованія особаго промежуточнаго типа наслѣдованія была поставлена подъ вопросъ.

Главную роль при этомъ сыгралъ принципъ Нильссона Эле, принятый за ту основу, которая должна была сдѣлать возможнымъ сведеніе всѣхъ случаевъ промежуточнаго наслѣдованія къ менделевской схемѣ

---

[1]) Подъ „варьированіемъ“ здѣсь, какъ и въ слѣдующей фразѣ Менделя, конечно, надо понимать расщепленіе.

Поэтому мы прежде всего должны изслѣдовать правильность и широту примѣненія этого принципа и подвергнуть опыты, лежащіе въ его основѣ, болѣе точной критикѣ, чѣмъ та, которая была произведена представителями современнаго ученія о наслѣдственности.

Нильссонъ-Эле (1909 и 1911) скрещивалъ между собою различныя расы овса и пшеницы, отличавшіяся цвѣтомъ чешуекъ, цвѣтомъ зеренъ, длиной междоузлій колоса, присутствіемъ или отсутствіемъ ligula, формой колоса и т. д. При этомъ только въ рѣдкихъ случаяхъ получилось настоящее менделевское расщепленіе. Эти случаи мы пока оставимъ въ сторонѣ. Въ большинствѣ же случаевъ первое поколѣніе гибридовъ имѣло ясно выраженный промежуточный характеръ, т. е. тѣ формы, у которыхъ преобладали признаки отца или матери, составляли въ немъ большинство, тогда какъ формы, отличавшіяся отъ родительскихъ, попадались тѣмъ рѣже, чѣмъ меньше была ихъ степень сходства съ родителями. Однако, даже самыя крайнія изъ уклоняющихся формъ были связаны рядомъ многочисленныхъ и постепенныхъ переходовъ съ явно промежуточными формами.

То же самое явленіе наблюдалось и во второмъ поколѣніи гибридовъ, а когда удавалось получить третье, то и въ немъ. Однако, начиная со второго поколѣнія, наряду съ промежуточными всегда появлялись и чистыя родительскія формы, а также новыя, не наблюдавшіяся въ исходномъ матеріалѣ, напр., отдѣльные экземпляры овса съ бѣлыми чешуйками отъ скрещиванія овса съ черными и овса съ желтыми чешуйками.

Многочисленные опыты Нильссона-Эле (по крайней мѣрѣ, при непредубѣжденномъ ихъ разсмотрѣніи) дали какъ разъ тѣ результаты, которыхъ и нужно было ожидать согласно моей точкѣ зрѣнія. Всѣ объекты из-

ложенныхъ здѣсь мною вкратцѣ опытовъ принадлежатъ къ стариннымъ расамъ и возникли, слѣдовательно, не путемъ мутацій, а благодаря постепенному совершенствованію въ томъ или другомъ направленіи подъ вліяніемъ наслѣдственной флюктуирующей измѣнчивости, существованіе которой Нильссонъ-Эле, въ противоположность многимъ другимъ изслѣдователямъ наслѣдственности, признаетъ всецѣло. Для такихъ расъ, какъ я уже установилъ въ моей прежней работѣ (1906), должны имѣть силу законы промежуточнаго наслѣдованія, но эти же законы допускаютъ также возможность появленія чистыхъ или кажущихся чистыми родительскихъ формъ, что я, возражая Таммесъ (1911) и Лангу (1911), старался особенно подчеркнуть. Еще тогда, въ одномъ мѣстѣ моей работы, заявляя, что господствующій при обычномъ промежуточномъ наслѣдованіи обмѣнъ идами долженъ постоянно образовывать у потомства новыя ихъ комбинаціи, я говорилъ слѣдующее. „У немногихъ единичныхъ экземпляровъ иды одного изъ родителей могутъ получить, наконецъ, такое преобладаніе, что признаки другой родительской формы не будутъ имѣть болѣе никакой силы". Тогда я имѣлъ въ виду, главнымъ образомъ, гибридовъ между отдѣльными видами или природными разновидностями, которыя отличаются другъ отъ друга большимъ количествомъ признаковъ; вѣроятность появленія дѣйствительно чистыхъ родительскихъ формъ въ подобныхъ случаяхъ очень мала. Однако, при уменьшеніи числа подобныхъ признаковъ, отличающихъ скрещиваемыя формы другъ отъ друга, и при скрещиваніи между собою близкихъ культурныхъ расъ, вѣроятность эта возрастаетъ и можетъ стать, наконецъ, весьма значительной. Это мѣсто моей работы было просмотрѣно моими противниками. Поэтому ихъ „окончательныя" возраженія на мои выводы терпятъ крушеніе.

*

Подобно другимъ, Нильссонъ-Эле не желаетъ признавать промежуточнаго наслѣдованія и пытается дать для результатовъ своихъ опытовъ другое объясненіе. Онъ принимаетъ, что какое-нибудь опредѣленное внѣшнее свойство можетъ быть обусловлено нѣсколькими наслѣдственными единицами, при чемъ каждая изъ нихъ въ отдѣльности уже можетъ вызвать появленіе того же свойства. Согласно извѣстной гипотезѣ Бэтсона, каждая изъ такихъ единицъ должна образовывать съ ея отсутствіемъ пару самостоятельно менделирующихъ признаковъ. Одновременное присутствіе въ зародышевой плазмѣ какого-нибудь растенія двухъ или нѣсколькихъ такихъ единицъ должно обусловливать болѣе сильное проявленіе даннаго признака, чѣмъ это можетъ сдѣлать только одна единица. Для этой особенности, свойственной по Нильссону-Эле нѣкоторымъ расамъ, Лангъ (1911) ввелъ удобный терминъ „полимерія“. Полимерія существенно отличается отъ менделевскихъ случаевъ полигибридизма: въ то время какъ при полигибридизмѣ скрещиваемыя между собою формы отличаются многочисленными и различными признаками, въ случаяхъ полимеріи различіе ограничивается только однимъ внѣшнимъ признакомъ, который обусловленъ многочисленными, правда, однозначными, но вполнѣ самостоятельными генами, при чемъ дѣйствіе ихъ можетъ суммироваться. Расщепленіе въ дочернихъ поколѣніяхъ здѣсь все же должно подчиняться тѣмъ же числовымъ законамъ, которымъ слѣдуютъ и полигибридныя скрещиванія. И подобно тому, какъ въ случаяхъ дигибридизма, тригибридизма и т. д. число гомозиготныхъ, т.-е. чистыхъ, формъ по отношенію къ общему числу потомковъ становится все меньше и меньше, мы должны встрѣтить аналогичное явленіе также и при димеріи, тримеріи и т. д.

Нильссонъ-Эле полагаетъ, что результаты всѣхъ

его опытовъ надъ скрещиваніями различныхъ злаковъ можно съ помощью этой гипотезы подвести подъ обычную менделевскую схему. Развитый имъ принципъ быстро завоевалъ всеобщее сочувствіе и въ настоящее время приводится, какъ главный доводъ для отрицанія существованія промежуточной наслѣдственности вообще.

Передъ тѣмъ какъ перейти къ разсмотрѣнію экспериментальныхъ основъ, на которыхъ покоится все это сложное зданіе гипотезъ, я хочу указать еще на нѣкоторые выводы, которые дѣлаетъ самъ Нильссонъ-Эле изъ своихъ наблюденій. Въ первой изъ двухъ подлежащихъ нашему разсмотрѣнію работъ (1909) онъ говоритъ слѣдующее: „Если наслѣдственныя единицы возникаютъ посредствомъ мутацій, то возникновеніе болѣе сильно дѣйствующихъ единицъ должно указывать на наличность, такъ называемой, прерывистой мутаціи, возникновеніе же болѣе слабыхъ единицъ указываетъ на незначительную мутацію, прерывистый характеръ которой почти или совершенно ускользаетъ отъ нашего наблюденія“. Въ этомъ я совершенно согласенъ съ авторомъ, только я во второмъ случаѣ долженъ выбросить совсѣмъ слово „мутація“, какъ неправильное и вводящее въ заблужденіе. Самая сущность созданнаго де-Фризомъ понятія „мутація“ безусловно требуетъ извѣстной прерывистости, а потому такихъ мутацій, „прерывистость которыхъ почти или совершенно незамѣтна“, существовать не можетъ; то же явленіе, которое Нильссонъ-Эле называетъ этимъ именемъ, относится къ числу простыхъ варіацій.

Въ своей второй работѣ (1911) Нильссонъ-Эле признаетъ существованіе „индивидуальныхъ флюктуирующихъ варіацій, постепенно, путемъ отбора, приводящихъ къ явнымъ наслѣдственнымъ измѣненіямъ“, и этимъ онъ выгодно отличается отъ большинства

менделистовъ. Но непрерывная наслѣдственная варіація, по его мнѣнію, возникаетъ „частью благодаря комбинаціи немногихъ, независимыхъ единицъ, частью въ силу измѣненія дѣйствія отдѣльной единицы со стороны другихъ единицъ“. Такимъ образомъ, отношеніе Нильссона-Эле къ данному вопросу все же не можетъ считаться вполнѣ яснымъ.

Попытаемся теперь встать на его же точку зрѣнія и посмотримъ, что̀ у насъ тогда получится. Представимъ себѣ, что мы скрещиваемъ двѣ формы, различіе между которыми обусловлено присутствіемъ только одной, но сильно дѣйствующей единицы, возникшей, слѣдовательно, путемъ мутаціи.

Во второмъ дочернемъ поколѣніи мы должны получить тогда моногибридное расщепленіе. Если же признакъ, на которомъ основывается различіе обѣихъ скрещиваемыхъ формъ, можетъ быть сведенъ къ большому числу „слабѣе дѣйствующихъ“ единицъ, возникшихъ, слѣдовательно, путемъ непрерывной варіаціи, то всѣ дочернія поколѣнія, какъ это и было въ большинствѣ произведенныхъ Нильссономъ-Эле опытовъ, будутъ, главнымъ образомъ, состоять изъ промежуточныхъ формъ. Къ нимъ будетъ примѣшиваться и небольшое число чистыхъ родительскихъ формъ, причемъ количество этихъ послѣднихъ будетъ становиться тѣмъ меньшимъ, чѣмъ больше будетъ отдѣльныхъ „слабо дѣйствующихъ“ единицъ. Однако, именно такимъ образомъ относятся другъ къ другу при скрещиваніи старыя, культивируемыя продолжительное время безъ искусственнаго вмѣшательства человѣка расы, мѣстныя разновидности и виды. Примѣненіе принципа Нильссона-Эле приводитъ, слѣдовательно, къ тому же результату, къ которому я пришелъ уже шесть лѣтъ тому назадъ: виды образуются не посредствомъ мутацій, а благодаря варіаціямъ.

Единственный вопросъ, который интересовалъ меня при изученіи наслѣдственности, былъ вопросъ видообразованія. Выведеніе же наслѣдственныхъ формулъ для различно-окрашенныхъ мышей или расъ злаковъ лежитъ уже внѣ круга моихъ интересовъ.

Такимъ образомъ, на основаніи работъ Нильссона-Эле какъ будто намѣчается возможность извѣстнаго соглашенія съ моими противниками. Однако, внимательное изученіе интересныхъ выводовъ свалефскаго ботаника привело меня къ убѣжденію, что экспериментальныя основы его теоріи далеко не являются безспорными.

Напримѣръ, суммированіе дѣйствій отдѣльныхъ единицъ, составляющее одну изъ главныхъ составныхъ частей принципа Нильссона-Эле, далеко еще нельзя считать доказаннымъ. При своихъ выводахъ Нильссонъ-Эле (1909) особенно опирается на скрещиваніе двухъ расъ овса. Обѣ породы имѣли разносторонніе колосья, принадлежавшіе, слѣдовательно, къ типу развѣсистой метелки, которому противопоставляется типъ односторонней метелки. У одной изъ породъ разносторонность колоса была сильнѣе выражена, чѣмъ у другой. Въ третьемъ дочернемъ поколѣніи иногда попадались формы, у которыхъ были еще болѣе развѣсистыя, рѣдкія и отвислыя метелки, чѣмъ у обѣихъ родительскихъ формъ, при чемъ эта особенность была развита даже сильнѣе, чѣмъ у той изъ родительскихъ расъ, которая имѣла болѣе выраженный типъ развѣсистости. Отсюда Нильссонъ-Эле дѣлаетъ выводъ, что каждая изъ двухъ скрещиваемыхъ имъ расъ содержитъ по одной особой единицѣ, опредѣляющей типъ развѣсистости, и что обѣ единицы, при встрѣчѣ въ зародышевой плазмѣ, дадутъ болѣе развѣсистые колосья, чѣмъ каждая изъ единицъ можетъ это сдѣлать въ отдѣльности. Такимъ

образомъ, данный примѣръ можетъ служить классическимъ случаемъ суммирующаго дѣйствія наслѣдственныхъ единицъ.

Однако, тотъ же примѣръ можетъ быть легко и даже болѣе убѣдительно истолкованъ совершенно инымъ способомъ. При нѣкоторыхъ изъ упомянутыхъ выше скрещиваній во второмъ дочернемъ поколѣніи появлялись также формы съ односторонней метелкой. Такъ какъ по Нильссону-Эле при скрещиваніяхъ формы съ развѣсистой и формы съ односторонней метелкой первое дочернее поколѣніе должно быть всегда промежуточнымъ, то слѣдуетъ признать, что уже исходный матеріалъ при скрещиваніи двухъ развѣсистыхъ формъ былъ не вполнѣ чистымъ. Очевидно, взятыя для этого опыта расы имѣли въ своей зародышевой плазмѣ элементы односторонности, были, слѣдовательно, гетерозиготными и потому имѣли типъ развѣсистости до извѣстной степени ослабленнымъ. Поэтому не удивительно, что при повторныхъ скрещиваніяхъ (въ третьемъ дочернемъ поколѣніи!) могло появиться нѣсколько растеній, у которыхъ наслѣдственная единица односторонности отсутствовала и которыя были, слѣдовательно, гомозиготными развѣсистыми формами.

Далѣе, изъ промежуточнаго характера перваго дочерняго поколѣнія можно вывести заключеніе, что скрещиваніе развѣсистой и односторонней формы идетъ по такъ называемому типу кукурузы (Zea); гетерозиготныя формы имѣютъ, слѣдовательно, здѣсь болѣе слабо выраженную развѣсистость, чѣмъ гомозиготныя формы. Такимъ образомъ, результаты скрещиванія между различными расами развѣсистаго овса могутъ быть легко объяснены и безъ такихъ парадоксальныхъ предположеній, какимъ безусловно является суммированіе дѣйствій различныхъ факторовъ. Къ своей гипотезѣ

Нильссонъ-Эле пришелъ, очевидно, руководствуясь теоріей „присутствія и отсутствія“, но именно въ данномъ случаѣ эта послѣдняя оказывается особенно неудовлетворительной. Нильссонъ-Эле самъ указываетъ, что при скрещиваніи развѣсистой и односторонней формы часть одностороннихъ потомковъ ихъ въ третьемъ поколѣніи расщеплялась на развѣсистые и односторонніе экземпляры. Однако, это было бы совершенно невозможно, если бы односторонній типъ обусловливался отсутствіемъ гена для образованія развѣсистыхъ метелокъ или гена разносторонности, какъ это предполагаетъ Нильссонъ-Эле.

Итакъ, факты, которые Нильссонъ-Эле приводитъ въ доказательство теоріи суммированія дѣйствія факторовъ, оказываются совершенно неудовлетворительными; изъ его же собственнаго богатаго матеріала мы можемъ выбрать еще цѣлый рядъ доказательныхъ примѣровъ, говорящихъ противъ этой теоріи. Чтобы избѣжать упрека въ произвольномъ толкованіи результатовъ изслѣдованій Нильссона-Эле, я приведу нѣкоторыя данныя, выдвинутыя имъ самимъ.

Нильссонъ - Эле (1909), говоритъ, напримѣръ, про скрещиваніе различныхъ яровыхъ сортовъ пшеницы съ бурыми и съ бѣлыми колосьями слѣдующее: „Только у одного изъ всѣхъ сортовъ яровой пшеницы съ бурыми колосьями, которые были подвергнуты скрещиванію, а именно, у сорта № 0740, оказалось двѣ единицы для его бурой окраски; у всѣхъ остальныхъ сортовъ была только одна единица. Изъ характера этой окраски совершенно нельзя было заключить, что сортъ № 0740 имѣетъ двѣ единицы. Правда, окраска у этого сорта была немного темнѣе, чѣмъ, напримѣръ, у сорта № 0729, но между окраской сорта № 0740, и окраской другихъ сортовъ, какъ напримѣръ, № 0503 нельзя было подмѣтить никакой зар-

ницы". — Про развитіе ligula у разныхъ расъ овса нашъ авторъ замѣчаетъ далѣе, что „обѣ единицы, вызывающія каждая въ отдѣльности появленіе ligula, присутствуя вмѣстѣ, не вызываютъ замѣтнаго увеличенія его величины".—Но особенно убійственны для теоріи Нильссона - Эле его наблюденія надъ длиной междоузлій у различныхъ расъ пшеницы. „Одна изъ двухъ единицъ, опредѣляющихъ длину междоузлій, а именно, J_1, образуетъ междоузлія только немного болѣе длинныя, чѣмъ у формы Triticum compactum, вторая же единица, J_3, даетъ значительно болѣе длинныя. Обѣ единицы вмѣстѣ, $J_1 J_3$, даютъ междоузлія болѣе длинныя, чѣмъ одна J_1, но болѣе короткія, чѣмъ J_3". Итакъ, двѣ различныя единицы, присутствуя одновременно, вмѣсто того, чтобы суммировать свое дѣйствіе, только ослабляютъ другъ друга, и, слѣдовательно, просто подчиняются законамъ промежуточнаго наслѣдованія.

Поэтому вовсе не слѣдуетъ удивляться тому обстоятельству, что во всѣхъ произведенныхъ Нильссономъ-Эле опытахъ первое поколѣніе всегда, а второе въ большинствѣ случаевъ состояло исключительно изъ промежуточныхъ формъ, какъ это было уже изложено нами выше. Если мы допустимъ, что расщепленія, появляющіяся въ третьемъ или во второмъ поколѣніи, правильно истолкованы Нильссономъ-Эле, то мы должны сдѣлать выводъ, что произведенныя имъ скрещиванія принадлежатъ къ такъ называемому типу Zea, при которомъ первое поколѣніе промежуточное, второе же расщепляется въ отношеніи 1:2:1.

Поэтому мы должны теперь разсмотрѣть этотъ типъ наслѣдованія болѣе внимательно, чѣмъ это было сдѣлано до настоящаго времени. Въ моихъ прежнихъ работахъ я оставилъ этотъ случай въ сторонѣ, такъ какъ въ то время было извѣстно лишь небольшое число

относящихся къ нему примѣровъ, и тогда казалось, что въ этихъ случаяхъ мы имѣемъ дѣло съ рѣдко встрѣчающимися аномаліями. Однако, въ настоящее время уже вполнѣ выяснилось, что типъ кукурузы имѣетъ широкое распространеніе и поэтому требуетъ спеціальнаго разсмотрѣнія. Обычно типъ Zea принимаютъ за особый, спеціальный случай законовъ Менделя, при которомъ не проявляется правило доминированія, но правило расщепленія остается въ силѣ. Съ формальной стороны такое объясненіе можетъ показаться удовлетворительнымъ, на самомъ же дѣлѣ оно совершенно неправильно.

При чистомъ типѣ Zea всѣ представители перваго поколѣнія являются не только промежуточными между обоими родителями, но въ то же время и гетерозиготными. Иными словами, наслѣдственныя единицы обѣихъ родительскихъ формъ, встрѣчаясь въ зиготѣ, дѣйствуютъ при детерминированіи признаковъ вмѣстѣ, или же, по моей терминологіи, детерминанты относятся другъ къ другу „гармонично“. Слѣдовательно, типъ Zea отнюдь не принадлежитъ къ альтернативной наслѣдственности, какъ это принимается обычно, а къ категоріи промежуточнаго наслѣдованія.

Этого положенія не могутъ опровергнуть всѣ вспомогательныя гипотезы, которыя были придуманы крайними сторонниками менделизма съ цѣлью ослабить доказательную силу промежуточнаго характера гетерозиготныхъ формъ; такими гипотезами широко пользуется и Нильссонъ-Эле.

Такъ напримѣръ, онъ нерѣдко выдвигаетъ понятіе „ослабленіе доминированія“, которое вообще часто встрѣчается и охотно употребляется въ менделистической литературѣ. Однако, такое понятіе совершенно недопустимо, такъ какъ самая сущность доминированія, такъ, какъ его формулировалъ Мендель, состоитъ

именно въ томъ, что гетерозиготныя формы не отличимы отъ гомозиготныхъ съ доминантными признаками. Поэтому „ослабленное доминированіе“ указываетъ просто на отсутствіе всякаго доминированія, и во всѣхъ случаяхъ, гдѣ это явленіе обнаруживается, оно доказываетъ неприложимость перваго правила Менделя, которое, однако, не менѣе важно, чѣмъ второе.

Затѣмъ Нильссонъ-Эле, какъ и многіе другіе менделисты, признаетъ существованіе особыхъ задерживающихъ факторовъ. Напримѣръ, при скрещиваніи расъ пшеницы съ междоузліями различной длины факторы удлиненія, по его мнѣнію, „не вполнѣ прикрываются задерживающими факторами, но ихъ дѣйствіе существенно ослабляется“. И отсюда Нильссонъ-Эле (1911) дѣлаетъ выводъ, что „иногда внѣшне прекрасно выраженная непрерывная варіація можетъ возникнуть благодаря совмѣстному дѣйствію различныхъ менделирующихъ факторовъ“. Но это опять-таки невозможно, такъ какъ истинные менделирующіе факторы именно „вмѣстѣ“ и не дѣйствуютъ, но всегда одинъ изъ признаковъ доминируетъ надъ другимъ и подавляетъ его дѣйствіе.

Въ дальнѣйшемъ Нильссонъ-Эле выставляетъ еще одну новую гипотезу. Онъ предполагаетъ, что существуютъ особыя „модифицирующія единицы“, которыя могутъ измѣнять дѣйствіе другихъ единицъ. Въ этомъ нельзя не усмотрѣть обычнаго пріема менделистовъ, тотчасъ же открывающихъ новыя единицы, какъ только факты не укладываются въ ихъ схемы. Такими пріемами можно, конечно, объяснить все, что угодно, но при этомъ законъ распадается на цѣлый рядъ спеціальныхъ случаевъ и, конечно, теряетъ свою доказательность.

Кромѣ того, здѣсь мы должны снова отмѣтить, что

какъ только одна единица будетъ модифицировать или измѣнять дѣйствіе другой, то обѣ единицы будутъ уже дѣйствовать вмѣстѣ: очевидно, и въ данномъ случаѣ мы будемъ имѣть дѣло вовсе не съ альтернативнымъ, а съ промежуточнымъ наслѣдованіемъ. Хотя существованіе особыхъ модифицирующихъ единицъ и кажется Нильссону-Эле „не невѣроятнымъ“, однако же, эта гипотеза его самого мало удовлетворяетъ, такъ какъ для объясненія тѣхъ же случаевъ онъ имѣетъ въ своемъ распоряженіи еще одну гипотезу.

Онъ предполагаетъ, что „модифицированіе“ обусловливается не особыми единицами, а „тѣми же, которыя одновременно проявляютъ свое дѣйствіе въ другихъ частяхъ растенія“ (1909). Мы съ удивленіемъ спрашиваемъ себя, какъ это можетъ быть, чтобы свойства какой-нибудь части растенія обусловливались или хотя бы модифицировались единицами, которыя въ ней совершенно отсутствуютъ? Вѣдь это было бы просто явленіемъ телепатіи! Гораздо проще будетъ допустить, что единицы какой - нибудь пары признаковъ при встрѣчѣ взаимно исключаютъ другъ друга; за эту возможность говоритъ, кромѣ того, подавляющее количество фактовъ. Большинство менделистовъ все же отклоняютъ такое предположеніе, и это находитъ себѣ объясненіе въ господствѣ теперь теоріи Бэтсона „присутствія—отсутствія“ (presence - absence theory). Однако, если допустить, что пары признаковъ образуются въ силу присутствія или отсутствія какого-нибудь наслѣдственнаго свойства, то промежуточное наслѣдованіе уже никоимъ образомъ нельзя объяснить безъ вспомогательныхъ гипотезъ. Я уже выше указалъ на то, что теорія Бэтсона не можетъ быть правильной, и въ дальнѣйшемъ приведу новые доводы противъ нея.

Для доказательства правильности своей гипотезы

Нильссонъ - Эле особенно выдвигаетъ одинъ случай, гдѣ „при скрещиваніи овса съ свѣтлымъ оттѣнкомъ черной окраски и овса съ бѣлыми чешуйками получались формы болѣе темнаго оттѣнка, чѣмъ у родительской формы“. Онъ полагаетъ, что, по крайней мѣрѣ, этотъ примѣръ не допускаетъ никакого иного объясненія, кромѣ того, что дѣйствіе одной единицы окраски модифицируется другими единицами. Однако, Чермакъ уже нѣсколько лѣтъ тому назадъ (1903) вполнѣ удовлетворительно объяснилъ аналогичный случай безо всякаго допущенія особыхъ модификацій. При скрещиваніи Pisum arvense съ розовыми цвѣтами и Pisum sativum съ бѣлыми цвѣтами онъ получалъ исключительно красныхъ гибридовъ. Однако, при дальнѣйшихъ наблюденіяхъ надъ той же культурой выяснилось, что обѣ скрещиваемыя формы имѣли исходную форму съ красными цвѣтами. Потемнѣніе оттѣнка окраски, наблюдаемое при скрещиваніи, объясняется, слѣдовательно, просто атавизмомъ.

Аналогичныя явленія наблюдаются у различныхъ менделирующихъ расъ мышей. Напримѣръ, при скрещиваніи бѣлой мыши съ черною иногда получаются потомки, имѣющіе сѣрую окраску дикой формы; тотъ же результатъ получается при скрещиваніи черной или бѣлой мыши съ коричневою или же съ пятнистой японской танцующей мышью. Несмотря на различную окраску родительскихъ формъ, при всѣхъ этихъ и при другихъ аналогичныхъ скрещиваніяхъ постоянно получается тотъ же результатъ, а именно, одноцвѣтныя сѣрыя мыши. Многочисленныя расы мышей ведутъ свое начало отъ обыкновенной сѣрой домашней мыши и, слѣдовательно, всегда несутъ въ своей зародышевой плазмѣ „сѣрыя иды“, какъ это я изложилъ уже раньше (1906); при скрещиваніяхъ же такія иды суммируются и могутъ благодаря этому сдѣлаться доминантными.

На данномъ примѣрѣ особенно ясно видно, что гипотезы, предложенныя Нильссономъ-Эле, оказываются совершенно несостоятельными. Если мы примемъ особыя модифицирующія единицы, которыя переводятъ бѣлый цвѣтъ въ сѣрый, черный же ослабляютъ, то мы должны допустить, что эти единицы существуютъ у всѣхъ употреблявшихся для скрещиванія расъ, такъ какъ всѣ комбинаціи постоянно даютъ однообразное сѣрое потомство. Но тогда невольно возникаетъ вопросъ: почему же при разведеніи различныхъ расъ въ чистомъ видѣ эти модифицирующія единицы никогда не проявляютъ своего дѣйствія?—Одинаково невозможнымъ оказывается и другое допущеніе Нильссона-Эле, а именно, что модифицированіе обусловливается единицами, которыя въ то же время проявляютъ свое дѣйствіе въ другихъ частяхъ животнаго. Вѣдь нельзя же допустить, чтобы при различныхъ комбинаціяхъ очень отличныхъ другъ отъ друга расъ названныя выше единицы проявляли бы свое модифицирующее дѣйствіе такъ, что всегда получается одинаковый результатъ, т.-е. чтобы различныя причины вызывали бы всегда одно и то же дѣйствіе. Единственное объясненіе, которое не вступаетъ въ конфликтъ съ законами логики, заключается въ сведеніи этихъ случаевъ къ явленіямъ атавизма, какъ это и было сдѣлано Чермакомъ и мною. Во всѣхъ этихъ случаяхъ появленіе сѣрой окраски вызывается одними и тѣми же детерминантами и результатъ, слѣдовательно, долженъ быть всегда одинаковъ.

Такимъ образомъ, мы нашли, что къ случаямъ, Нильссона-Эле, за исключеніемъ нѣсколькихъ моногибридныхъ скрещиваній, не можетъ быть примѣнено правило доминированія, и что въ этихъ случаяхъ мы скорѣе всего имѣемъ новыя доказательства въ пользу промежуточнаго наслѣдованія. Но передъ тѣмъ, какъ

перейти къ разсмотрѣнію отношенія этихъ случаевъ къ правилу расщепленія, я позволю себѣ сказать еще о двухъ работахъ, которыя основываются на принципѣ Нильссона-Эле.

Для своихъ изслѣдованій надъ отношеніями флюктуирующихъ признаковъ при скрещиваніяхъ Таммесъ (1911) взяла дико растущую форму Linum angustifolium и изъ культурныхъ формъ Linum crepitans, а также четыре расы Linum usitatissimum. Скрещиваніе расы съ волосистыми перегородками плода съ расой, лишенной здѣсь волосковъ, оказалось настоящимъ менделевскимъ случаемъ съ доминированіемъ волосистости въ первомъ дочернемъ поколѣніи. Гибриды между расами съ голубыми цвѣтами и расами съ бѣлыми цвѣтами принадлежали къ типу Zea съ моногибриднымъ расщепленіемъ во второмъ дочернемъ поколѣніи. При всѣхъ другихъ опытахъ (длина сѣмянъ, длина и ширина лепестковъ, различные оттѣнки голубой окраски цвѣтка, способъ раскрыванія плода) результаты получались сходные съ тѣми, которые наблюдались въ культурахъ овса и пшеницы у Нильссона-Эле: первое дочернее поколѣніе было всегда промежуточнымъ, такъ же и во второмъ почти никогда не появлялось формъ, которыя можно было бы признать за чистыя родительскія; такія формы появлялись только въ третьемъ поколѣніи. Однако даже и третье поколѣніе могло еще быть вполнѣ промежуточнымъ. Таммесъ сама высказываетъ мнѣніе, что всѣ наблюдавшіяся ею явленія, даже и появленіе родительскихъ формъ, могли бы быть объяснены допущеніемъ промежуточнаго наслѣдованія; но она полагаетъ, что это объясненіе будетъ „такимъ натянутымъ“, что отъ него лучше отказаться. Поэтому она дѣлаетъ попытку истолковать свои наблюденія съ помощью принципа Нильссона-Эле, причемъ ей требуется не менѣе семнадцати печатныхъ страницъ, что

бы сдѣлать свое „менѣе натянутое“ объясненіе болѣе или менѣе удовлетворительнымъ. Такъ какъ я уже выше, при изложеніи работъ Нильссона-Эле, доказалъ, что его принципъ не даетъ никакихъ доказательствъ противъ существованія промежуточнаго наслѣдованія, то теперь я ограничусь только ссылкой на сказанное выше. Я обращаю особенное вниманіе читателей на то, что Таммесъ констатируетъ промежуточный характеръ гетерозиготныхъ формъ, допускаетъ, слѣдовательно, сама, что, за исключеніемъ единственнаго истинно-менделевскаго скрещиванія волосистыхъ и лишенныхъ волосковъ формъ, весь ея остальной матеріалъ не подходитъ подъ категорію альтернативнаго наслѣдованія.

Таммесъ сильно заблуждается, полагая, что мои воззрѣнія „окончательно опровергнуты“ случаями появленія въ нѣкоторыхъ изъ ея опытовъ чистыхъ родительскихъ формъ, потому что я никогда не утверждалъ, что при повторныхъ скрещиваніяхъ не могутъ проявиться иногда также и родительскія формы. Точно такъ же я иногда не утверждалъ, чтобы виды и разновидности проявляли различныя отношенія при скрещиваніи. Наоборотъ, значительная часть моихъ прежнихъ работъ какъ разъ посвящена доказательству того, что въ этомъ отношеніи между видами и разновидностями нѣтъ различія и что иныя отношенія наблюдаются только у мутацій, при чемъ для нихъ имѣютъ силу законы альтернативнаго наслѣдованія. И если наблюденія Таммесъ показываютъ, что виды и разновидности при скрещиваніяхъ ведутъ себя одинаково, то они только подтверждаютъ то, что я доказалъ уже ранѣе.

Такъ же и Лангъ (1911) думаетъ съ помощью принципа Нильссона-Эле и созданнаго имъ самимъ понятія „полимеріи“ лучше обосновать свое толкованіе извѣстныхъ опытовъ Кэстля надъ скрещиваніемъ кроликовъ, чѣмъ это ему удалось въ одной изъ его преж-

нихъ работъ. Однако, и онъ долженъ признать промежуточный характеръ гетерозиготныхъ формъ, который, какъ мы видѣли выше, выдѣляетъ типъ Zea въ особый случай наслѣдованія. Но такъ какъ Лангъ стоитъ на почвѣ теоріи Бэтсона о присутствіи и отсутствіи, то, признавъ промежуточное наслѣдованіе, онъ несомнѣнно долженъ былъ натолкнуться на затрудненія. Поэтому онъ исходитъ изъ явленій, наблюдаемыхъ при скрещиваніи между собой расъ Mirabilis jalapa съ бѣлыми и красными цвѣтами, которыя, какъ извѣстно, слѣдуютъ типу Zea, и въ дальнѣйшемъ спекулируетъ слѣдующимъ образомъ: въ красныхъ гомозиготахъ имѣются два гена для краснаго цвѣта, дѣйствіе которыхъ суммируется въ „ярко-красный", у бѣлой гомозиготной формы гены краснаго цвѣта отсутствуютъ, у гетерозиготной же формы мы имѣемъ только одинъ генъ для краснаго цвѣта, поэтому окраска ея вдвое менѣе интенсивна, чѣмъ окраска ея. Это толкованіе кажется Лангу почти „такимъ же простымъ, какъ яйцо Колумба". Совершенно вѣрно: его рѣшеніе проблемы такъ же просто, но, къ сожалѣнію, далеко не такъ убѣдительно.

Если мы представимъ себѣ, что бѣлая окраска цвѣтка обусловливается отсутствіемъ гена для краснаго цвѣта, то мы должны сдѣлать такое же допущеніе и для расъ гороха съ бѣлыми цвѣтами. Но мы знаемъ, что при скрещиваніи гороха всевозможныхъ цвѣтовъ гетерозиготныя формы не отличимы отъ гомозиготъ съ красными цвѣтами, какъ это доказалъ еще Мендель и какъ затѣмъ это было подтверждено многочисленными другими изслѣдователями. Слѣдовательно, разница между типомъ Zea и типомъ Pisum, т. е. между промежуточнымъ и альтернативнымъ наслѣдованіемъ продолжаетъ существовать.

Неудовлетворительна также попытка, сдѣланная

Лангомъ въ той же работѣ, подвести скрещиванія между неграми и бѣлыми подъ типъ менделевскаго наслѣдованія. И въ этомъ случаѣ онъ долженъ былъ признать, что въ сущности правило доминированія для объясненія этихъ скрещиваній не подходитъ, что гетеризиготы значительно отличаются отъ гомозиготъ, слѣдовательно, что и здѣсь господствуетъ промежуточное наслѣдованіе, какъ и во всѣхъ случаяхъ скрещиванія видовъ и разновидностей.

Итакъ, всѣ новѣйшія попытки подвести промежуточное наслѣдованіе подъ менделевскую схему оказываются неудачными, и, скорѣе, наоборотъ, снова и на большемъ матеріалѣ доказываютъ его существованіе.

3. Обзоръ различныхъ типовъ наслѣдственности.

Въ моей прежней работѣ я установилъ три принципіально различныхъ и хорошо характеризуемыхъ типа наслѣдованія. Если мы примемъ теперь еще одинъ типъ, именно типъ *Zea*, то общее число ихъ возрастаетъ до четырехъ; современные же изслѣдователи наслѣдственности полагаютъ, что они могутъ обойтись, принявъ только одинъ менделевскій типъ наслѣдованія.

Самъ Мендель не былъ такъ одностороненъ: онъ ясно различалъ два вида наслѣдственности: одинъ, открытый имъ у различныхъ расъ гороха (Pisum), который и несетъ съ того времени названіе „менделевскаго“, и другой, извѣстный еще до него, именно, промежуточную наслѣдственность, хорошо изученную Вихурой (1865) у различныхъ видовъ ивы (Salix). Де-Фризъ (1903) нашелъ у мутантовъ энотеры третій и, наконецъ, Корренсъ (1900) при изученіи скрещиваній различныхъ расъ кукурузы (Zea mays) открылъ четвертый типъ наслѣдственности.

На основаніи теоріи зародышевой плазмы эти четыре

различныхъ типа наслѣдованія можно расположить слѣдующимъ образомъ. Два изъ нихъ—типъ Salix и типъ Zea—принадлежатъ къ категоріи промежуточнаго наслѣдованія. Детерминанты, заложенные въ зародышевой плазмѣ скрещиваемыхъ между собою формъ, относятся другъ къ другу „гармонично"; поэтому всѣ гетерозиготныя формы занимаютъ среднее положеніе между гомозиготными и уже по своему внѣшнему виду отличаются отъ послѣднихъ.

Два другихъ типа—типъ Oenothera и типъ Pisum—образуютъ категорію альтернативнаго наслѣдованія. Детерминанты скрещиваемыхъ формъ взаимно исключаютъ другъ друга, т.-е. относятся другъ къ другу „исключительно". Поэтому въ каждомъ гибридѣ можетъ проявить свое дѣйствіе всегда только одинъ видъ детерминантовъ, и, какъ я предполагаю, именно представленный въ бóльшемъ числѣ. Гетерозиготы внѣшне не отличимы отъ гомозиготъ: ихъ смѣшанный характеръ обнаруживается только при расщепленіяхъ въ слѣдующихъ поколѣніяхъ.

Какъ по взаимному отношенію детерминантовъ, такъ и по взаимному отношенію идъ эти четыре типа наслѣдственности можно разбить на двѣ группы. Въ случаяхъ, относящихся къ типу Salix и къ типу Oenothera, иды, несмотря на все свое различіе, вполнѣ еще сохранили извѣстное родство другъ съ другомъ, благодаря чему во время образованія гаметъ происходитъ обмѣнъ идами. Въ зародышевой плазмѣ гибридовъ образуются различныя, зависящія только отъ случая комбинаціи идъ, и число гомозиготныхъ формъ должно быть поэтому очень незначительнымъ. Въ результатѣ, въ типѣ Salix всѣ дочернія поколѣнія кажутся промежуточными и производятъ впечатлѣніе постоянныхъ бастардовъ. Въ типѣ же Oenothera всѣ дочернія поколѣнія распадаются на

двѣ группы особей, опять-таки почти исключительно гетерозиготныхъ, но особи одной группы имѣютъ болѣе сходства съ чистой отцовской формой, особи же другой группы—съ чистой материнской формой.

Въ типѣ Zea и въ типѣ Pisum установилось, напротивъ, отталкиванiе между идами, и у гетерозиготъ поэтому имѣютъ преобладанiе только иды одной формы—или отцовскiя или материнскiя; слѣдовательно, здѣсь всѣ иды сходны между собой. Первое дочернее поколѣнiе, чисто гетерозиготное, построено здѣсь однообразно, второе же поколѣнiе должно состоять наполовину изъ гетерозиготныхъ, наполовину изъ гомозиготныхъ формъ, или точнѣе: изъ двухъ четвертей гетерозиготъ, изъ одной четверти гомозиготъ съ отцовскимъ и одной четверти гомозиготъ съ материнскимъ признакомъ. Въ слѣдующихъ поколѣнiяхъ гетерозиготы расщепляются, конечно, въ тѣхъ же, прочно установленныхъ численныхъ отношенiяхъ.

Такъ какъ типъ Zea подчиняется болѣе общему понятiю промежуточнаго наслѣдованiя, то первое поколѣнiе въ этомъ типѣ состоитъ исключительно изъ промежуточныхъ формъ, какъ и въ типѣ Salix. Второе же поколѣнiе расщепляется на отцовскiя, промежуточныя и материнскiя формы, и анологичныя явленiя наблюдаются въ потомствѣ всѣхъ гетерозиготныхъ формъ.

Наконецъ, въ типѣ Pisum свойственное альтернативному наслѣдованiю взаимное исключенiе детерминантовъ сказывается въ томъ, что иды, находящiяся въ меньшинствѣ, у перваго дочерняго поколѣнiя не могутъ проявить совсѣмъ своего дѣйствiя и всѣ гибриды обладаютъ, слѣдовательно, однимъ и тѣмъ же „доминирующимъ“ признакомъ. Первое дочернее поколѣнiе и въ этомъ типѣ вполнѣ однородно, но относящiяся къ ниму формы сходны только съ одной изъ родительскихъ формъ. Во второмъ дочернемъ поко-

лѣніи вновь появляется „рецессивный" признакъ, но лишь у одной четверти общаго числа бастардовъ. Такъ какъ всѣ гетерозиготы вполнѣ сходны съ гомозиготой, несущей доминирующій признакъ, то вмѣстѣ съ этой послѣдней онѣ образуютъ три четверти формъ второго поколѣнія. При дальнѣйшемъ размноженіи гетерозиготныя формы вновь расщепляются въ томъ же отношеніи 3:1.

Въ приведенной ниже таблицѣ я пытаюсь дать наглядную схему извѣстныхъ намъ сложныхъ отношеній наслѣдованія; къ этой схемѣ я долженъ присоединить еще нѣсколько замѣчаній. При моемъ изложеніи, какъ, можетъ быть, замѣтили уже многіе изъ читателей, я всюду избѣгалъ понятія „постоянство бастардовъ", которое обычно выставляется, какъ необходимый аттрибутъ промежуточнаго наслѣдованія. Это понятіе обычно употребляется въ такихъ разнообразныхъ значеніяхъ, что я, для того, чтобы не вносить новыхъ неясностей и недоразумѣній, исключилъ его изъ своего изложенія.

Когда Мендель говорилъ о такихъ гибридахъ, „которые остаются постоянными въ слѣдующихъ поколѣніяхъ и размножаются подобно чистымъ видамъ", то изъ связи со всѣмъ изложеннымъ имъ до того вытекаетъ, что этими словами онъ только хотѣлъ сказать: существуютъ гибриды, которые при дальнѣйшемъ размноженіи не расщепляются на обѣ родительскія формы, какъ это имѣло мѣсто у бастардовъ Pisum; а отнюдь не то, что существуютъ дѣйствительно постоянные, т.-е. совершенно неизмѣнные гибриды. Послѣдователями Менделя это понятіе было сильно сужено и изъ него была совершенно исключена способность гибридовъ къ какому-либо варьированію вообще. Въ этомъ узкомъ смыслѣ слова, пожалуй, еще можно признать существованіе постоянныхъ бастардовъ, но всѣ случаи

Обзоръ четырехъ типовъ наслѣдственности.

	A. Промежуточное наслѣдованіе. Гармонія детерминантовъ. Гетерозиготы отличны отъ гомозиготъ.	B. Альтернативное наслѣдованіе. Взаимное исключеніе детерминантовъ. Гетерозиготы=Гомозиготамъ.
Родство идъ. Неправильное расщепленіе.	**I. Типъ Salix.** F_1 промежуточное, F_2 промежуточное, Гетерозиготы промежуточнаго вида, Гомозиготы появляются спорадически.	**II. Типъ Oenothera.** F_1 расщепляется, F_2 расщепляется, Гетерозиготы = обоимъ видамъ гомозиготъ, Гомозиготы появляются спорадически.
Отталкиваніе идъ. Правильное расщепленіе.	**III. Типъ Zea.** F_1 промежуточное, F_2 расщепляется въ отношеніи 1 : 2 : 1, Гетерозиготы промежуточнаго вида, Гомозиготы появляются правильно и закономѣрно.	**IV. Типъ Pisum.** F_1 подобно доминирующей родительской формѣ. F_2 расщепляется въ отношеніи 3 : 1, Гетерозиготы = доминирующимъ гомозиготамъ, Гомозиготы появляются правильно и закономѣрно.

Прим. F_1—первое поколѣніе, F_2—второе поколѣніе.

этого рода еще не анализированы, и происхожденіе ихъ пока еще не выяснено. Поэтому глубокимъ заблужденіемъ менделистовъ является ихъ обычное заявленіе, будто промежуточная наслѣдственность требуетъ абсолютнаго постоянства бастардовъ и что въ каждомъ спорномъ случаѣ появленіе гомозиготной формы ясно доказываетъ существованіе альтернативной наслѣдственности, и даже болѣе, господства менделевскихъ правилъ, которыя, однако, какъ мы указали выше, имѣютъ значеніе только для одной изъ категорій его. Изъ нашей схемы вытекаетъ, что расщепле-

ніе свойственно всѣмъ четыремъ типамъ, и для типа Pisum характернымъ является лишь то, что у него всѣ гетерозиготы подобны одной изъ гомозиготъ.

Нѣсколько различные типы наслѣдственности могутъ быть модифицированы благодаря полимеріи, я уже разобралъ въ предыдущей главѣ. Теперь же я еще разъ хочу вернуться къ выясненію взаимныхъ отношеній между типами наслѣдованія и способами варьированія, которые меня болѣе всего интересовали при изученіи явленій наслѣдственности.

Уже въ моей первой работѣ я указалъ на то, что промежуточная наслѣдственность и флюктуирующая варіація могутъ быть связаны другъ съ другомъ, такъ же какъ и альтернативное наслѣдованіе съ мутаціями. Мнѣ кажется, что, несмотря на всѣ возраженія моихъ противниковъ, я могу и теперь высказать то же мнѣніе, и даже, повидимому, съ большей увѣренностью, чѣмъ раньше.

Нильссонъ-Эле (1909) полагаетъ, что нельзя провести границы между „варіацей непрерывной, обусловленной мало дифференцированными единицами, и варіацей прерывистой, обусловленной болѣе сильно дифференцироваными единицами“; по его мнѣнію, такую границу можно провести только между наслѣдственными варіаціями и варіаціями, возникшими подъ вліяніемъ внѣшнихъ условій, т.-е. между варіаціями и „сомаціями“, по терминологіи Плате (1904). Но въ той же работѣ Нильссона-Эле можно найти доказательства существованія принципіальной разницы между варіацей и мутацей. Нильссонъ-Эле различаетъ болѣе сильно дѣйствующія наслѣдственныя единицы, возникшія благодаря прерывистой мутаціи, и болѣе слабо дѣйствующія, возникшія благодаря „незначительной мутаціи, прерывистость которой почти или совершенно ускользаетъ отъ нашего наблюденія“, т.-е., проще говоря,

путемъ простой варіаціи. Во всякомъ случаѣ, оба типа такихъ единицъ должны менделировать одинаковымъ образомъ. Однако, въ другомъ мѣстѣ Нильссонъ-Эле замѣчаетъ, что различныя степени какой-нибудь особенности образуютъ иногда другъ съ другомъ пару менделирующихъ признаковъ. Каждая изъ нихъ образуетъ пару только съ соотвѣтствующимъ противоположнымъ признакомъ, или, какъ думаетъ Нильссонъ-Эле (примыкая къ Бэтсону), съ ея отсутствіемъ. Но вѣдь между присутствіемъ и отсутствіемъ признака нѣтъ никакихъ промежуточныхъ членовъ, и потому отсутствіе фактора, какъ и „сильнѣе дѣйствующая единица", должно возникать путемъ мутаціи, въ то время какъ различныя ступени присутствующаго свойства образуютъ непрерывный рядъ и возникаютъ, слѣдовательно, посредствомъ варіаціи. Такимъ образомъ, обходнымъ путемъ Нильссонъ-Эле приходитъ къ тѣмъ же выводамъ, къ которымъ пришелъ и я, а именно, что принципіальное различіе между варіаціонными и мутаціонными формами выражается и въ слѣдованіи ихъ различнымъ типамъ наслѣдованія. То же самое вытекаетъ изъ наблюденій Таммесъ: полимерные признаки, явно возникшіе путемъ варіаціи, при скрещиваніи между собою подобныхъ формъ, не менделируютъ, но по отношенію къ своимъ антагонистамъ, возникшимъ путемъ мутаціи, они образуютъ съ ними одно цѣлое, какъ бы одинъ мономерный признакъ, и при скрещиваніи такихъ формъ наблюдается менделированіе.

Не всѣ, однако, мутанты менделируютъ и, напримѣръ, мутанты энотеры слѣдуютъ совсѣмъ другимъ правиламъ и расщепляются неправильно. Поэтому мы должны сказать, что въ причинной связи другъ съ другомъ находятся не мутаціи и менделевскія правила, а мутаціи и альтернативная наслѣдственность вообще.

Отталкиваніе идъ не имѣетъ никакой прямой связи

со взаимнымъ исключенiемъ детерминантовъ. Это доказывается уже существованiемъ типа Zea, который соединяетъ промежуточное наслѣдованiе, слѣдовательно, гармонiю детерминантовъ, съ правильнымъ расщепленiемъ, т.-е. съ отталкиванiемъ идъ. Мы можемъ очень легко представить себѣ, что расы, слѣдующiя этому типу, просто возникли путемъ непрерывной варiацiи. Однако, возможно также и другое, болѣе сложное, но, какъ мнѣ кажется, болѣе убѣдительное толкованiе.

Этотъ своеобразный смѣшанный типъ могъ возникнуть скорѣе всего благодаря совмѣстному дѣйствiю варiацiи и мутацiи. Мы можемъ себѣ представить, что въ какой-нибудь расѣ, происшедшей путемъ варiацiи, иды внезапно претерпѣли сильное измѣненiе и утратили свое родство съ идами близкихъ расъ. Такая мутацiя, конечно, не должна что-либо измѣнить во внѣшнихъ признакахъ расы, но тотчасъ отражается на результатахъ послѣдующихъ скрещиванiй. Можно было бы, пожалуй, выяснить специально поставленными для этой цѣли опытами, какая изъ намѣченныхъ двухъ возможностей имѣла мѣсто при возникновенiи этого типа въ природѣ. Если типъ Zea произошелъ изъ типа Salix благодаря простой непрерывной варiацiи, то оба типа должны быть соединены рядомъ переходовъ; однако, среди всѣхъ наблюденiй, сдѣланныхъ по настоящее время, этого въ дѣйствительности пока не наблюдалось.

Относительно проблемы видообразованiя, являющейся самой важной изъ всѣхъ проблемъ, стоящихъ въ связи съ вопросомъ о варiацiяхъ и о наслѣдственности, я могу снова привести свое мнѣнiе, высказанное мной въ согласiи со Штандфуссомъ уже ранѣе. Виды даютъ при скрещиванiи между собою всегда промежуточныхъ бастардовъ, слѣдовательно, они возникли путемъ варiацiй, а не путемъ мутацiй; то же

самое справедливо и для всѣхъ разновидностей. Альтернативная наслѣдственность наблюдается исключительно у формъ, возникшихъ путемъ мутацій, а послѣднія составляютъ лишь незначительную часть всего животнаго и растительнаго царства и не могутъ особенно приниматься въ расчетъ при рѣшеніи вопроса о способѣ образованія видовъ.

Очень сходную позицію уже давно занялъ Корренсъ (1900). Онъ различаетъ расы и разновидности. Первыя суть „только измѣненія того же рода, какъ и наблюдающіяся у нашихъ культурныхъ и декоративныхъ растеній, „но которыя встрѣчаются также и въ природѣ“. Только онѣ однѣ и менделируютъ. Разновидности же и виды этого не дѣлаютъ, и, напротивъ, гибриды между различными видами и разновидностями какъ разъ тѣмъ и отличаются, что „оба признака одной пары одновременно проявляютъ свое дѣйствіе и обычно болѣе или менѣе ослабляютъ другъ друга“. Отсюда Корренсъ дѣлаетъ то же заключеніе, къ которому пришелъ и я: „предтечами новаго вида“ могутъ быть только варіаціи, но никакъ не расы, или, по моей терминологіи, мутанты. Моя точка зрѣнія отличается только тѣмъ, что къ опредѣленію Корренса я присоединилъ еще взаимныя отношенія между способомъ измѣненія и формой наслѣдованія. Однако, въ остальныхъ пунктахъ я нахожусь въ пріятномъ для меня согласіи, по крайней мѣрѣ, съ однимъ изъ ученыхъ, впервые обратившихъ вниманіе на работы Менделя.

4. Критическія замѣчанія по поводу методовъ современнаго ученія о наслѣдственности.

Значительная часть заключеній, выведенныхъ изъ современныхъ экспериментальныхъ изслѣдованій по наслѣдственности, оказалась впослѣдствіи ошибочной.

Въ настоящее время мы признаемъ извѣстное значеніе только за открытіемъ широкой самостоятельности наслѣдственныхъ единицъ. Однако, въ сущности всѣ эти понятія уже заключались въ теоріи Вейсманна о зародышевой плазмѣ. Новы тутъ только излюбленные современными изслѣдователями термины: гены, факторы и т. д. Но я не нахожу, чтобы они чѣмъ нибудь превосходили термины, предложенные Вейсманномъ.

Въ настоящее время мы часто наблюдаемъ, что многіе очень опытные изслѣдователи впадаютъ въ рядъ глубокихъ заблужденій; отсюда мы должны вывести заключеніе, что виной этому являются ошибочные методы, примѣненные въ свое время ими. Въ нашемъ случаѣ это легко доказать, особенно же въ слѣдующихъ важныхъ пунктахъ.

Во-первыхъ, у всѣхъ менделистовъ мы наблюдаемъ широкую переоцѣнку эксперимента. Экспериментъ имѣетъ абсолютное значеніе только въ физикѣ и въ химіи, такъ какъ обѣ эти науки имѣютъ дѣло исключительно съ изолированными силами или чистыми элементами и соединеніями. Единственными источниками ошибокъ, которыя притомъ легко учесть, являются несовершенство приборовъ и нечистота употребляемыхъ веществъ. Физика и химія получаютъ поэтому изъ своихъ экспериментовъ почти что такіе же результаты, какъ и математика, и поэтому вправѣ называться „точными науками".

Всѣ же другія науки, которыя занимаются изученіемъ естественныхъ тѣлъ или процессовъ, происходящихъ въ природѣ, всегда имѣютъ дѣло съ такимъ громаднымъ количествомъ неизвѣстныхъ силъ, что число источниковъ для ошибокъ необозримо велико, и опыты даютъ обычно неточные результаты, которые требуютъ повѣрки посредствомъ другихъ методовъ, если только изъ нихъ хотятъ дѣлать какіе-нибудь

болѣе общіе выводы. Такъ обстоитъ дѣло не только въ различныхъ отрасляхъ біологіи, но и въ минералогіи (поскольку она не является чистой химіей), въ петрографіи, въ геологіи, въ гидрографіи, въ метеорологіи, въ астрономіи, (исключая, конечно, чисто математическую астрономію) и т. д. Старая граница между „точными“ и „естественными“ науками имѣла поэтому свои основанія и не можетъ быть и теперь уничтожена, несмотря на введеніе въ біологію экспериментальныхъ методовъ изслѣдованія.

Экспериментъ безусловно оказываетъ громадныя услуги въ выясненіи отдѣльныхъ біологическихъ вопросовъ, но требуется большая осторожность при выведеніи изъ него „общихъ законовъ“. Даже безукоризненный экспериментъ можетъ повести къ ложнымъ выводамъ, если только была ошибочна постановка вопроса, изъ котораго исходилъ экспериментаторъ. Какъ въ ариѳметическомъ тройномъ правилѣ сами по себѣ правильныя дѣйствія даютъ невѣрные результаты, если исходное расположеніе чиселъ было невѣрно, такъ же и въ экспериментахъ имѣетъ большое значеніе своего рода „исходное расположеніе“.

Вмѣстѣ съ обычной переоцѣнкой эксперимента большинству менделистовъ свойственно пренебреженіе къ морфологіи; такое отношеніе сильно вредитъ достовѣрности результатовъ ихъ опытовъ. Вѣдь процессы образованія гаметъ и оплодотворенія, открытые посредствомъ микроскопа, образуютъ основу для всѣхъ теорій о распредѣленіи и комбинаціяхъ наслѣдственныхъ единицъ. Безъ знанія этихъ процессовъ правильное толкованіе опытовъ скрещиванія часто даже совершенно невозможно. И современная наука о наслѣдственности избѣжала бы многихъ ошибочныхъ спекуляцій, если бы авторамъ, высказывавшимъ ихъ, были лучше извѣстны цитолическія данныя. Съ

другой стороны, изъ цитолическихъ изслѣдованій возникаетъ рядъ вопросовъ, которые требуютъ своего разрѣшенія экспериментальнымъ путемъ, и отвѣтъ на эти вопросы будетъ важнѣе, чѣмъ диллетантская игра съ формулами наслѣдственности, въ которую грозятъ превратиться изслѣдованія ея явленій.

Особенно же ясна полная недостаточность чисто экспериментальнаго метода при рѣшеніи болѣе важныхъ общихъ вопросовъ. Въ такихъ случаяхъ подтвержденіе и провѣрка опытовъ посредствомъ параллельныхъ наблюденій является логически необходимымъ и безусловнымъ требованіемъ. Это давно уже признано въ другихъ болѣе старыхъ дисциплинахъ науки. Напримѣръ, никакому геологу не придетъ въ голову стараться вполнѣ объяснить лабораторными опытами явленія контакта между породами или процессы, ведущіе къ образованію осадковъ. Также недостаточны и одни опыты скрещиванія, чтобы, основываясь на нихъ, рѣшать вопросы объ образованіи видовъ: опытъ, навѣрное, дастъ намъ интересныя аналогіи и важные опорные пункты — но не болѣе того. Недостающія звенья намъ должны дать наблюденія въ свободной природѣ и соединеніе найденнаго въ ней съ результатами, полученными изъ экспериментовъ. Въ однихъ же только огородахъ, птичникахъ или помѣщеніяхъ для мышей не могутъ быть разрѣшены тайны созидающей природы.

Въ заключеніе я долженъ выставить противъ менделистовъ еще одно тяжелое обвиненіе. Девятнадцатый вѣкъ своими блестящими успѣхами въ естественныхъ наукахъ, составляющихъ его наибольшую славу, обязанъ исключительно индуктивному методу. Біологи же двадцатаго вѣка, повидимому, болѣе не нуждаются въ немъ. Большинство современныхъ изслѣдователей наслѣдственности, увлеченные порази-

тельной простотой и ясностью менделевскихъ правилъ, принимаетъ ихъ за универсальные законы и примѣняетъ безъ точной провѣрки ко всѣмъ, даже самымъ запутаннымъ явленiямъ наслѣдственности, занимаясь чистой дедукцiей, въ то время какъ одинъ изъ руководящихъ журналовъ менделистовъ по своему заглавiю долженъ быть посвященъ „индуктивному ученiю о видообразованiи и наслѣдственности (Zeitschrift für induktive Abstammungs-und Vererbungslehre). Я вовсе не отрицаю права и значенiя выводовъ, полученныхъ дедуктивнымъ путемъ; я говорю лишь о томъ, что эти вывода должны основываться на достаточно большомъ и достаточно достовѣрномъ матерiалѣ, полученномъ индуктивнымъ путемъ.

Въ заключенiе, можно высказать надежду, что постепенно въ экспериментальныхъ изслѣдованiяхъ появится болѣе разсудительности, что изслѣдователи перестанутъ переоцѣнивать значенiе экспериментовъ, будутъ опять слѣдовать надежному руководству цилологiи и вернутся къ испытанному индуктивному методу. Только тогда ученiе о наслѣдственности сдѣлаетъ дѣйствительно большiе успѣхи.

И тогда оправдается предсказанiе, которымъ Корренсъ, одинъ изъ основателей этого ученiя, напутствовалъ нарождавшуюся новую дисциплину. „Врядъ ли, сказалъ онъ, открытiе менделевскихъ правилъ будетъ способствовать только тому, что отнынѣ видовые и расовые гибриды будутъ сваливаться въ одну кучу и вмѣсто нихъ будутъ различать только моно-ди- и полигибридовъ; наоборотъ, оно явится только исходнымъ пунктомъ для болѣе рѣзкаго раздѣленiя этихъ двухъ типовъ“.

Перев. В. М. Исаевъ.

І. П. Лотси.

Опыты съ видовыми гибридами и соображенія о возможности эволюціи при постоянствѣ вида [1]).

Осенью 1910-го года, благодаря любезности профессора Эрвина Баура, которому удалось получить нѣсколько плодовитыхъ видовыхъ гибридовъ изъ родовъ Antirrhinum (львиный зѣвъ) и Dianthus (гвоздика), я получилъ отъ него сѣмена перваго и второго поколѣнія такихъ гибридовъ: во-первыхъ, между Antirrhinum glutinosum и Antirrhinum majus, и, во-вторыхъ, между Antirrhinum sempervirens и Antirrhinum majus.

Начатые надъ ними еще Бауромъ опыты продолжались въ теченіе 1911 и 1912 года въ моемъ опытномъ саду въ Беннебрёкѣ, близъ Гарлема, при поддержкѣ Голландскаго Общества Наукъ. Они производились въ широкомъ масштабѣ (въ 1912 году въ культурахъ заключалось до 16500 растеній), и результаты этихъ изслѣдованій будутъ изданы съ рядомъ цвѣтныхъ таблицъ Голландскимъ Обществомъ Наукъ. Такъ какъ изготовленіе этихъ таблицъ займетъ довольно долгое время, то я хочу изложить здѣсь въ

---

[1]) Статья изъ „Zeitschrift für induktive Abstammungs - und Vererbungslehre“, Bd. VIII, 1912.

общихъ чертахъ лишь главные результаты моей работы.

1[1]. Первое поколѣніе гибридовъ между Antirrhinum glutinosum и Anrirthinum majus довольно разнообразно по своей формѣ и окраскѣ, хотя и не въ очень сильной степени, и носитъ приблизительно промежуточный характеръ между обѣими родительскими формами. Первое поколѣніе гибридовъ между Antirrhinum sempervirens и Antirrhinum majus однообразно по своей формѣ и окраскѣ и тоже носитъ промежуточный характеръ, по крайней мѣрѣ, постольку, поскольку рѣчь идетъ о формѣ и окраскѣ цвѣтовъ.

2. Во второмъ поколѣніи имѣетъ мѣсто очень сильное, невѣроятное, покуда не убѣдишься въ этомъ самъ, расщепленіе, которое приводитъ къ совершенно исключительному богатству формъ. Второе поколѣніе такъ сильно разнообразно по своимъ формамъ и окраскѣ цвѣтовъ, что, принимая во вниманіе всѣ признаки, почти невозможно найти два одинаковыхъ растенія, хотя это второе поколѣніе и состоитъ свыше чѣмъ изъ 1200 экземпляровъ. Нѣкоторыя растенія при этомъ по строенію цвѣтка выходятъ уже за предѣлы рода Antirrhinum. У нихъ появляются цвѣты, подобные цвѣтамъ у представителей рода Rhinanthus, какъ это уже отмѣтилъ Бауръ въ своей книгѣ о наслѣдственности. Кромѣ послѣдней особенности, все сказанное здѣсь относится не только къ гибридамъ между Antirrhinum majus и Antirrhinum glutinosum, но также къ помѣсямъ его съ Antirrhinum sempervirens.

Большая часть растеній второго поколѣнія имѣетъ сильно выраженный гетерозиготный характеръ, такъ

[1] Въ послѣдующемъ мы опускаемъ нѣкоторые болѣе спеціальные пункты. Прим. ред.

что въ третьемъ и даже въ четвертомъ поколѣніи продолжаются многочисленныя расщепленія.

3. Иногда удастся получить уже въ третьемъ поколѣніи, однако же чаще только въ четвертомъ, совершенно гомозиготное, т. е. постоянное, потомство, которое совершенно неотличимо отъ одного изъ чистыхъ видовъ.

4. Бываетъ также, что третье или четвертое поколѣніе почти однородно и содержитъ лишь очень незначительный процентъ формъ, которыя выглядятъ иначе, какъ это имѣло мѣсто и у де-Фриза въ его культурахъ Oenothera lamarckiana.

5. Нѣкоторыя особенности расщепляются вполнѣ согласно закону Менделя, какъ напримѣръ, отсутствіе волосковъ въ трубкѣ вѣнчика у цвѣтовъ Antirrhinum sempervirens и присутствіе ихъ тамъ у Antirrhinum majus. Отсутствіе волосковъ въ этомъ случаѣ есть рецессивный признакъ, и расщепленіе происходитъ въ отношеніи 3 : 1, какъ это было, напримѣръ, въ опытѣ № 45 1912 года, когда въ третьемъ поколѣніи гибридовъ получилось 210 растеній, имѣющихъ цвѣты съ волосками и 67 съ цвѣтами безъ волосковъ.

6. При расщепленіи гибридовъ попадаются иногда экземпляры, совершенно подобные типичнымъ Antirrhinum sempervirens, molle и majus. Но такъ какъ эти три вида отличаются многими признаками, то подобные экземпляры наблюдаются рѣдко. Въ опытѣ № 8 1912 года оказалось очень много экземпляровъ типа Antirrhinum molle, но эта культура вообще обнаруживала большое сходство съ этимъ видомъ, тогда какъ растенія типа Antirrhinum majus въ ней отсутствовали совершенно.

Итакъ, въ конечномъ итогѣ мы имѣемъ, что скрещиваніе видовъ Antirrhinum протекаетъ совершенно такъ же, какъ скрещиваніе между двумя разновидно-

стями, отличающимися нѣсколькими признаками, и менделевское толкованіе подходитъ, по меньшей мѣрѣ, здѣсь, и для видовыхъ гибридовъ. Имѣетъ-ли это мѣсто всегда у видовыхъ гибридовъ, нужно еще обсудить.

Я думаю, что это такъ и есть на самомъ дѣлѣ: по крайней мѣрѣ, то же было у помѣсей между Oenothera biennis и Oenothera lamarckiana, которыхъ я выращивалъ въ сотняхъ экземпляровъ.

Второе поколѣніе ихъ было гораздо многообразнѣе, чѣмъ это описываетъ де-Фризъ, и мнѣ кажется, что его взглядъ, будто это второе поколѣніе расщепляется лишь на Oenothera laeta и Oenothera velutina въ отношеніи 1 : 1, проистекаетъ оттого, что многія отличающіяся другъ отъ друга формы онъ называетъ просто Oenothera laeta, другія же относитъ къ Oenothera velutina. Возможно также, что Oenothera lamarckiana состоитъ изъ нѣсколькихъ расъ, и бывшая у меня раса ея была болѣе геторозиготна, чѣмъ у де-Фриза.

То же самое имѣетъ мѣсто и для Oenothera biennis, которую также скрещивали и я и де-Фризъ.

Изъ данныхъ Баура и моихъ опытовъ съ Antirrhinum я не могу вывести въ настоящее время никакого другого заключенія, какъ то, что **не существуетъ никакого принципіальнаго различія въ отношеніяхъ разновидностей и видовъ при скрещиваніи.** При этомъ можно получить, какъ это уже дѣйствительно и доказано, при скрещиваніи видовъ съ такимъ же успѣхомъ, какъ и при скрещиваніи разновидностей, чистое, постоянное, гомозиготное потомство, то-есть, здѣсь при скрещиваніи могутъ возникать новые виды.

Это представляется мнѣ обстоятельствомъ первостепенной важности, такъ какъ благодаря этому со-

вершенно отпадаетъ всякое принципіальное различіе между разновидностью, видомъ, а также постоянными продуктами ихъ расщепленія при скрещиваніи.

Мы можемъ различать теперь только два „сорта“ диплоидныхъ организмовъ: организмы гомозиготные и гетерозиготные.

Гетерозиготныя формы сюда вообще не относятся, тогда какъ, напротивъ, и разновидности и виды являются гомозиготными формами.

Изъ этого опредѣленія неоспоримо слѣдуетъ, что видъ, за исключеніемъ случаевъ смѣшенія съ другимъ видомъ, постояненъ, какъ это, впрочемъ, ясно вытекаетъ уже изъ извѣстныхъ опытовъ Іоганнсена съ фасолью.

Если это такъ, если видъ дѣйствительно постояненъ, то, очевидно, немыслима эволюція въ дарвиновскомъ смыслѣ, путемъ подбора и накопленія незначительныхъ наслѣдственныхъ варіацій. Мнѣ кажется вообще, что въ дѣйствительности мы такихъ наслѣдственныхъ варіацій совсѣмъ не знаемъ, исключая, можетъ быть, регрессивныя мутаціи, которыя, очевидно, непригодны для цѣлей прогрессивной эволюціи.

Для послѣдней могли бы имѣть значеніе лишь модификаціи и мутаціи де-Фриза. Первыя, какъ доказано уже теперь, не наслѣдственны и, такимъ образомъ, исключаются изъ разсмотрѣнія, послѣднія же я считаю просто продуктами скрещиванія. Это предположеніе, высказанное мной уже нѣсколько лѣтъ тому назадъ въ моихъ лекціяхъ объ эволюціонной теоріи, можетъ считаться доказаннымъ послѣ послѣдней работы Нильссона.

Итакъ, все говоритъ за то, что видъ, за исключеніемъ случая регрессивныхъ мутацій, постояненъ, и передъ нами встаетъ вопросъ: мыслима-ли вообще эволюція при постоянствѣ

вида? Что это такъ и есть на самомъ дѣлѣ, я надѣюсь показать въ дальнѣйшемъ, и ключъ къ рѣшенію вопроса лежитъ, по моему, въ возможности созданія видовъ путемъ скрещиванія.

Что скрещиваніе является главнымъ агентомъ для образованія видовъ, утверждалъ уже Кернеръ, и я думаю, что то, что мы теперь знаемъ, подтверждаетъ его точку зрѣнія. Если на самомъ дѣлѣ видъ постояненъ, то это значитъ, что каждая вновь образовавшаяся гомозиготная форма продолжаетъ размножаться, какъ таковая, до безконечности, пока ея половыя клѣтки не соединятся когда-нибудь съ половыми клѣтками другой гомозиготной (или гетерозиготной) формы и, благодаря этому, отъ соединенія различныхъ зачатковъ (геновъ) не произойдетъ новое гомозиготное соединеніе, то-есть, не возникнетъ новый видъ.

Все это станетъ совершенно яснымъ, если принять, что, вмѣсто одного, возникло въ свое время нѣсколько видовъ первичной плазмы, а если учесть при этомъ, что отношенія въ различныхъ пунктахъ земли были очень различными, то допущеніе это окажется еще болѣе правдоподобнымъ, чѣмъ противоположное, будто-бы образовалась только одна первичная плазма.

Такъ какъ въ началѣ еще не существовало полового размноженія, то каждая изъ этихъ первичныхъ плазмъ дала начало только одному виду организмовъ, характеръ котораго всецѣло зависѣлъ отъ состава данной плазмы. Такъ, первичная плазма А образовала видъ α, плазма В превратилась въ видъ β и т. д.

Безъ полового размноженія такая плазма не могла развиваться дальше, тѣмъ болѣе, что число зачатковъ, которые были заключены въ каждой плазмѣ, было очень незначительно.

Однако, не было абсолютной необходимости, чтобы каждая плазма достигала при развитіи той конечной формы, какая только была возможна при ея составѣ изъ тѣхъ или иныхъ зачатковъ. Чтобы достичь ея, необходимы были многочисленныя, правильныя дѣленія, безъ потери при этомъ какого-либо изъ ея зачатковъ, и гораздо вѣроятнѣе, что въ началѣ дѣленія не были такъ правильны, и потеря зачатковъ иногда имѣла мѣсто.

Каждое же неправильное дѣленіе, связанное съ потерей гена, приводитъ къ образованію регрессивныхъ мутацій, т. е. регрессивныхъ видовъ, и изъ этого совершенно понятно, что, несмотря на отсутствіе полового размноженія, возникали многочисленные новые виды, тѣмъ болѣе, что эти первичныя регрессивныя мутаціи снова при неправильномъ дѣленіи могли потерять зачатки и этимъ дать начало новымъ регрессивнымъ мутаціямъ, т. е. уже вторичнымъ, послѣднія—третичнымъ и т. д. Все это можетъ быть представлено въ видѣ слѣдующей діаграммы, изображающей судьбу первичной плазмы А.

Всѣ произошедшія изъ нея формы являются гаплоидными [1]) видами, и мы можемъ обозначить ихъ, какъ первичные (α), вторичные (α^1, α^2, α^3, α^4), третичные ($\alpha^{1'}$, $\alpha^{1''}$, $\alpha^{3'}$), четвертичные ($\alpha^{3''}$) и т. д. гаплоидные виды.

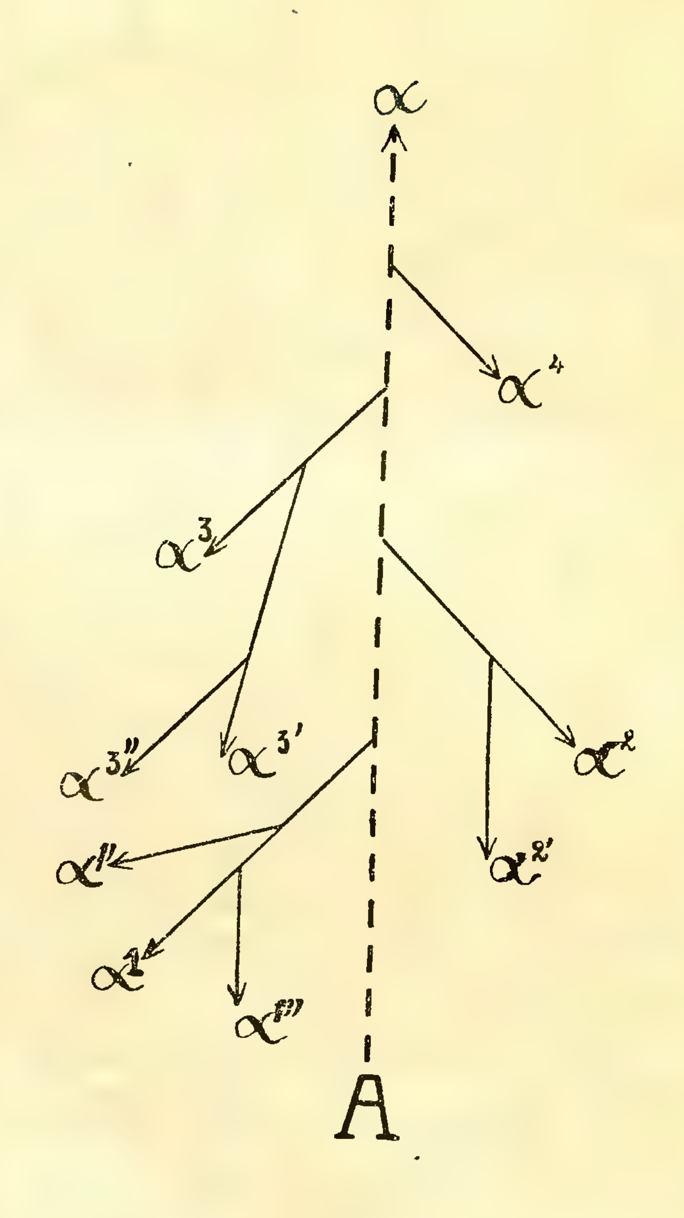
---

[1]) Термины „гаплоидный" и „диплоидный", т. е. нростой и двойной, были впервые предложены Страсбургеромъ для ядеръ половыхъ и соматическихъ клѣтокъ. У первыхъ ядра содержатъ простое число хромозомъ, т. е. они гаплоидныя, у вторыхъ, въ силу ихъ происхожденія отъ двухъ половыхъ клѣтокъ, въ ядрѣ хромозомъ вдвое больше, т. е. эти ядра диплоидныя. Организмъ или поколѣніе безъ полового размноженія будутъ, очевидно, гаплоидными, виды же съ половымъ размноженіемъ—диплоидными.

Прим. ред.

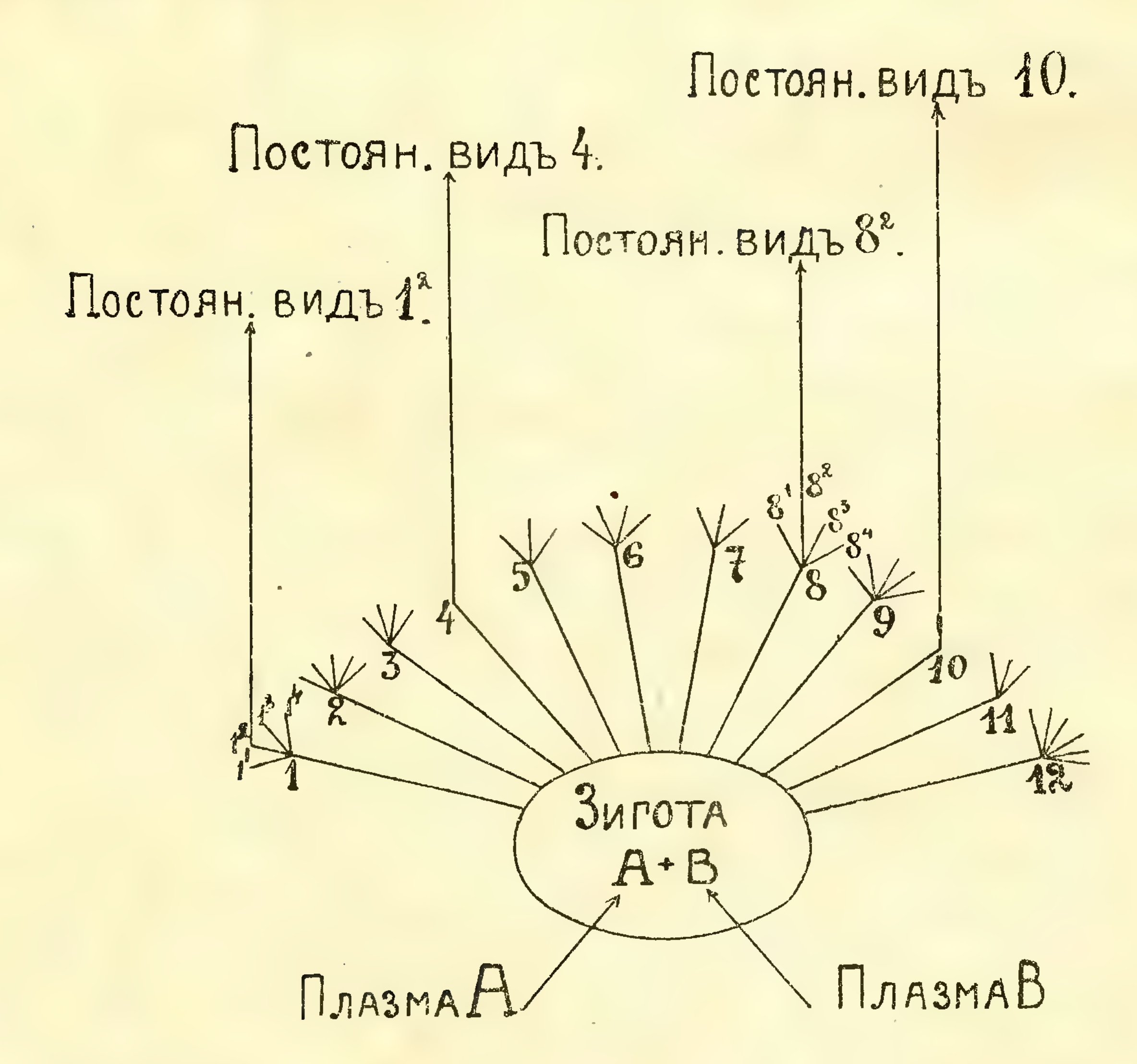
Такъ могли возникнуть чисто безполымъ путемъ многочисленные гаплоидные виды.

Однако, всѣ эти вторичные, третичные, четвертичные и т. д. гаплоидные виды обладаютъ уже меньшимъ количествомъ зачатковъ, чѣмъ первичные, и, такимъ образомъ, не представляютъ собой какого-либо хода впередъ, и въ силу этого первичныя плазмы не могли развиваться этимъ путемъ въ высшіе организмы. Прогрессивное развитіе стало впервые возможно лишь при появленіи полового размноженія. При немъ уже соединялись зачатки двухъ или нѣсколькихъ, различныхъ по составу, первичныхъ плазмъ и, такимъ образомъ, возникали зиготы съ бо̀льшимъ числомъ зачатковъ, чѣмъ ими располагала до тѣхъ поръ какая-бы то ни была плазма. Какъ это видно при скрещиваніи разновидностей и видовъ Antirrhinum, при соединеніи двухъ разнородныхъ половыхъ клѣтокъ возникаетъ довольно большое число новыхъ формъ.



Многія изъ этихъ формъ остаются при этомъ гетерозиготными и распадаются, слѣдовательно, дальше на новыя формы, другія-же становятся скоро гомозиготными и образуютъ, слѣдовательно, новые диплоидные виды, которые уже сразу являются постоянными. Въ каждомъ слѣдующемъ поколѣніи возникаютъ (даже и при самооплодотвореніи) опять новыя гомо- и гете-

розиготныя соединенія, какъ это можно видѣть на слѣдующей схемѣ.



Такъ продолжается и дальше, а сверхъ того могутъ образовываться разнаго рода запутанныя боковыя соединенія, если, напримѣръ, постоянный видъ 10 скрещивается съ постояннымъ же видомъ 8^2 и т. д. и такимъ образомъ возникаютъ цѣлыя сѣтчатыя родословныя деревья, на распространенность которыхъ указывалъ уже Клэбсъ.

Все это приводитъ къ такой запутанности взаимныхъ отношеній, что выяснить происхожденіе и развитіе одного какого-либо вида — задача совершенно безнадежная, тѣмъ болѣе что здѣсь примѣшивается и еще одинъ факторъ: исчезновеніе, благодаря естественному подбору, всѣхъ тѣхъ формъ, которыя при существующихъ условіяхъ оказываются менѣе приспособленными.

Это позволяетъ возсоздавать прошлое лишь въ немногихъ, и при томъ наиболѣе простыхъ случаяхъ.

Важнѣйшимъ слѣдствіемъ всего сказаннаго я считаю то, что эволюція возможна, по меньшей мѣрѣ, мыслима и при постоянствѣ видовъ, если только принять, что новые виды возникаютъ лишь благодаря скрещиванію, тѣмъ болѣе что въ настоящее время экспериментальнымъ путемъ доказано образованіе видовъ лишь путемъ скрещиванія и путемъ регрессивныхъ мутацій.

Развитая здѣсь гипотеза образованія видовъ путемъ скрещиванія и благодаря потерѣ зачатковъ основывается, такимъ образомъ, всецѣло на опытныхъ данныхъ. Изъ этого не слѣдуетъ еще, что она единственно правильная, такъ какъ наши знанія еще очень несовершенны, можно сказать, еще совсѣмъ элементарны.

Нельзя требовать ни отъ одной гипотезы, чтобы она давала больше, чѣмъ позволяютъ извѣстные въ то время факты, и если я говорю, что моя гипотеза имѣетъ преимущество передъ другими теоріями въ духѣ Дарвина, то я долженъ при этомъ особенно подчеркнуть, что этимъ я отнюдь не хочу умалить значеніе теоріи Дарвина во время ея появленія. Лучшей теоріи, соотвѣтственно знаніямъ того времени чѣмъ теорія Дарвина, не было и быть не могло, и если она должна быть замѣнена теперь какой-либо другой, то это происходитъ только потому, что наши знанія увеличились со времени Дарвина, чему никто-бы такъ не порадовался, какъ онъ самъ.

Въ заключеніе я долженъ отмѣтить, что развитая здѣсь гипотеза находится въ полной аналогіи съ явленіями неживой природы. Какъ я надѣюсь подробно показать впослѣдствіи, зачатки (гены) соотвѣтствуютъ химическимъ элементамъ, а постоянные виды—постояннымъ химическимъ соединеніямъ. Какъ изъ химическихъ соединеній только тогда могутъ

образоваться новыя соединенія, когда они какъ-бы распадаются на свои элементы, и эти элементы при подходящихъ условіяхъ приходятъ во взаимодѣйствіе другъ съ другомъ и образуютъ новыя соединенія, такъ и постоянные виды могутъ только тогда дать начало новымъ видамъ, когда при размноженіи комплексы ихъ геновъ распадаются и образуютъ съ другими генами новые комплексы, которые, если они становятся гомозиготными, образуютъ новые виды.

Теорія геновъ, основанная на изслѣдованіяхъ Менделя, совершенно соотвѣтствуетъ ученію о химическихъ элементахъ, и какъ было невозможно углубленіе знаній по химіи, покуда химическія соединенія считались неразложимыми единицами, такъ немыслимо и углубленіе біологическихъ знаній, пока половыя клѣтки будутъ разсматриваться, какъ недѣлимыя единицы.

Такимъ образомъ, задачей будущаго является обстоятельное изученіе геновъ экспериментальнымъ путемъ, такъ же какъ химики изучаютъ теперь элементы, потому что какая-бы эволюціонная гипотеза ни оказалась въ концѣ-концовъ правильной, теперь можно сказать навѣрное, она будетъ построена на основѣ теоріи геновъ.

Въ заключеніе мы можемъ охарактеризовать вкратцѣ главныя различія въ воззрѣніяхъ Дарвина, де-Фриза и моихъ слѣдующимъ образомъ, причемъ возможность образованія новыхъ видовъ путемъ утери геновъ здѣсь совсѣмъ не принимается во вниманіе.

1. Теорія Дарвина представляла большой шагъ впередъ благодаря тому, что возникновеніе видовъ приписывалось имъ не сверхъестественному творческому акту, а вполнѣ естественнымъ процессамъ. Постоянство видовъ при этомъ отрицалось и подчеркивалось существованіе варіацій, при чемъ, по Дарвину, видъ такъ сильно измѣнчивъ, что подбору по-

стоянно приходится только закрѣплять новыя, болѣе или менѣе, наслѣдственныя варіаціи.

2. Теорія де-Фриза представляетъ большой шагъ впередъ проведеніемъ рѣзкаго различія между постоянно встрѣчающимися ненаслѣдственными модификаціями (флюктуаціями), и лишь изрѣдка появляющимися наслѣдственными варіаціями (мутаціями).

По де-Фризу виды въ продолженіе долгаго времени постоянны; затѣмъ наступаетъ періодъ подготовленія къ образованію новыхъ видовъ: прэмутаціонный періодъ. Во время него образуются новые зачатки, которые проявляются во время мутаціоннаго періода въ видѣ внезапнаго появленія новыхъ видовъ. Изъ этихъ новыхъ видовъ многіе постоянны, другіе-же непостоянны (Oenothera scintillans и т. д.).

3. По моему мнѣнію, разъ образовавшіеся виды постоянны, и мы не знаемъ въ настоящее время ни одного вида, который могъ-бы образовать въ себѣ новые зачатки. Новые виды возникаютъ лишь путемъ скрещиванія, такъ какъ при этомъ образуются новыя комбинаціи уже имѣющихся у родительскихъ формъ зачатковъ. Эти комбинаціи, если онѣ гомозиготны, и представляютъ собой новые виды, если же онѣ гетерозиготны, то образуютъ новые постоянные виды путемъ слѣдующаго затѣмъ расщепленія.

Главнымъ преимуществомъ этой точки зрѣнія я считаю то обстоятельство, что при этомъ получается полный параллелизмъ между живой и мертвой природой.

Перев. Н. П. Филипченко.

Ю. Филипченко.

О видовыхъ гибридахъ.

Еще нѣсколько лѣтъ тому назадъ довольно распространеннымъ взглядомъ было признаніе двухъ типовъ наслѣдственности: менделистической или альтернативной и промежуточной. При наслѣдованіи по законамъ Менделя, начиная со второго поколѣнія гибридовъ, происходитъ такъ называемое расщепленіе, т. е. при этомъ появляются формы частью родительскаго типа, отъ скрещиванія которыхъ и получились гибриды, частью же совершенно новыя, отличныя и отъ исходныхъ формъ и отъ перваго поколѣнія гибридовъ, т. е. имѣющія новую комбинацію свойствъ. При наслѣдственности промежуточной первое поколѣніе помѣсей носитъ промежуточный характеръ, т. е. стоитъ по своимъ особенностямъ какъ бы по серединѣ между исходными формами (что, впрочемъ, иногда бываетъ и при менделистической наслѣдственности [1]) — главное же, эти гибриды болѣе не расщепляются и остаются постоянными во всѣхъ слѣдующихъ поколѣніяхъ. Обычно принималось, что при скрещиваніи формъ, близко стоящихъ другъ къ другу въ систе-

---

[1]) Такъ называемый типъ кукурузы (Zea) — особый случай менделистической наслѣдственности.

матическомъ отношенiи, т. е. расъ или разновидностей одного вида, чаще наблюдается наслѣдованiе по Менделю, при скрещиванiи же формъ болѣе далекихъ, напримѣръ, у видовыхъ гибридовъ, имѣетъ мѣсто промежуточная наслѣдственность или, лучше сказать, постоянство гибридовъ.

Однако, открытiе Нильссона-Эле заставило многихъ нѣсколько измѣнить эти взгляды и вообще усомниться, существуетъ ли особая промежуточная наслѣдственность, не есть ли это лишь болѣе сложный случай наслѣдованiя по законамъ Менделя? Исходя изъ принципа Нильссона-Эле, Лангъ построилъ гипотезу полимерiи, показывающую, какимъ образомъ можетъ получиться въ теченiе нѣсколькихъ поколѣнiй и промежуточный характеръ и даже мнимое, конечно, постоянство гибридовъ, хотя въ основѣ всего явленiя лежатъ тѣ же законы Менделя и на самомъ дѣлѣ происходитъ расщепленiе гибридовъ. Не смотря на рѣзкую критику и принципа Нильссона-Эле и гипотезы Ланга со стороны Гросса, нельзя не видѣть и въ томъ и въ другомъ важнаго прiобрѣтенiя науки въ дѣлѣ изученiя помѣсей. Теперь едва ли можетъ быть сомнѣнiе, что въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ дѣло идетъ о гибридахъ между расами, породами и разновидностями, всегда имѣетъ мѣсто наслѣдованiе по Менделю, хотя бы первое впечатлѣнiе было въ пользу промежуточной наслѣдственности и постоянства гибридовъ.

Однако, кромѣ помѣсей между близко стоящими другъ къ другу формами, возможно скрещиванiе и между различными видами, иногда относящимися даже къ самостоятельнымъ родамъ, и вотъ передъ нами встаетъ вопросъ, какiе законы управляютъ этими скрещиванiями. Можемъ ли мы и теперь поддерживать старое воззрѣнiе, будто у видовыхъ гибридовъ имѣетъ мѣсто постоянно-промежуточная наслѣдственность,

или же и здѣсь можно свести все цѣликомъ на менделевскіе законы?

Замѣтимъ, что подобное перенесеніе того, что установлено для помѣсей между расами, прямо на видовыхъ гибридовъ было бы безусловно неправильнымъ. Быть можетъ, и въ основѣ видовой гибридизаціи лежатъ тѣ же законы, которые управляютъ скрещиваніемъ близкихъ другъ къ другу формъ, но это во всякомъ случаѣ требуетъ особаго доказательства. Что при скрещиваніи между видами можетъ быть и нѣчто иное, чѣмъ при гибридизаціи расъ или разновидностей, видно, между прочимъ, изъ слѣдующаго.

При менделистической наслѣдственности первое поколѣніе помѣсей имѣетъ обычно доминантные признаки, причемъ совершенно безразлично, какъ они до того были распредѣлены у исходныхъ родительскихъ формъ. Если, въ одномъ случаѣ, всѣ доминантные признаки имѣлись у отцовской формы, гибридъ получается, какъ говорятъ, въ отца, если у материнской формы—въ мать, если часть доминантныхъ признаковъ была свойственна отцу, часть матери, гибриды соединяютъ ихъ всѣхъ въ себѣ и являются какъ бы промежуточными между исходными формами. Словомъ, если мы здѣсь скрещиваемъ расу А съ расой В, то совершенно безразлично, будетъ ли А отцовской формой, а В материнской или наоборотъ.

Напротивъ, у видовыхъ гибридовъ нерѣдко бываютъ случаи, что если отцовская форма относится къ виду А, материнская къ виду В, то получается гибридъ С, если же отецъ—В и мать—А, то мы имѣемъ нѣсколько иную форму: скажемъ, не С, а D. Подобныхъ гибридовъ называютъ реципрокными и самымъ классическимъ примѣромъ этого рода являются помѣси между лошадью и осломъ. Отъ осла и кобылицы получается, какъ извѣстно, мулъ, а отъ жеребца

и ослицы довольно отличная отъ него форма, лошакъ. То же самое наблюдалось не разъ при скрещиванiи различныхъ видовъ бабочекъ и у нѣкоторыхъ другихъ видовыхъ гибридовъ.

Сущность явленiя реципрокности далеко неясна и изслѣдованiе ея причинъ затрудняется тѣмъ, что очень многiе видовые гибриды, подобно муламъ и лошакамъ, безплодны. Во всякомъ случаѣ, наличность этого явленiя заставляетъ насъ отнестись къ вопросу о законахъ видовой гибридизацiи особенно осторожно, а не прямо распространять на нее данныя, полученныя при изученiи помѣсей между расами и породами.

Итакъ, разсмотримъ, какой видъ имѣютъ гибриды между видами и какова ихъ дальнѣйшая судьба, т.-е. сохраняетъ ли ихъ потомство тѣ же особенности, или и здѣсь, какъ у помѣсей между породами, происходитъ расщепленiе.

Старинное утвержденiе, что гибриды между видами носятъ по большей части промежуточный характеръ, является, въ общемъ, вполнѣ правильнымъ. Приведемъ нѣсколько примѣровъ такого рода.—Извѣстна помѣсь между бѣлымъ и бурымъ медвѣдемъ: ея окраска была свѣтло-бурой. Промежуточный характеръ носятъ также не разъ получавшiеся гибриды между тигромъ и львомъ, многими копытными животными—лошадью и зеброй, быкомъ и бизономъ и т. д. Таковы же гибриды между различными видами птицъ, особенно изъ отряда куриныхъ, напримѣръ, между тетеревомъ и глухаркой, между фазаномъ и курицей, различными видами фазановъ и пр. Извѣстно очень много промежуточныхъ видовыхъ гибридовъ среди безпозвоночныхъ животныхъ, особенно у насѣкомыхъ, а также у моллюсковъ, иглокожихъ и пр.

Однако, промежуточный характеръ всѣхъ этихъ формъ ровно ничего не говоритъ о томъ типѣ наслѣд-

ственности, который имѣетъ здѣсь мѣсто, такъ какъ промежуточными въ первомъ поколѣніи могутъ быть и менделирующіе гибриды, т.-е. такіе, въ потомствѣ которыхъ наблюдается затѣмъ расщепленіе. Для рѣшенія занимающаго насъ вопроса важно выясненіе не столько хорактера самихъ видовыхъ гибридовъ, сколько ихъ дальнѣйшей судьбы, т.-е. того, имѣетъ ли мѣсто среди ихъ потомства расщепленіе или же оно остается постояннымъ.

Къ сожалѣнію, рѣшеніе этого вопроса чрезвычайно затрудняется помимо рѣдкости и трудности полученія многихъ изъ этихъ гибридовъ часто наблюдающимся среди нихъ безплодіемъ. Нерѣдко безплодны и самцы и самки, и никакого потомства отъ нихъ, конечно, получено быть не можетъ. Въ другихъ случаяхъ безплоденъ лишь одинъ полъ (обыкновенно самцы), самки же плодовиты и могутъ быть скрещены съ самцами одной изъ исходныхъ формъ. Однако, подобныхъ опытовъ продѣлано еще чрезвычайно мало, а сдѣланные уже носятъ такой единичный характеръ, что сказать что-нибудь на основаніи нихъ почти невозможно. Для рѣшенія вопроса, имѣетъ ли мѣсто въ потомствѣ гибридовъ постоянство или расщепленіе, нужно во всякомъ случаѣ довольно значительное число экземпляровъ, и по единичнымъ формамъ онъ рѣшенъ быть, конечно, не можетъ.

Однако, все же имѣются указанія, что среди нѣкоторыхъ плодовитыхъ видовыхъ гибридовъ расщепленія въ ихъ потомствѣ совсѣмъ не наблюдается, и оно остается въ теченіе ряда поколѣній постояннымъ, сохраняя всѣ особенности перваго поколѣнія такихъ помѣсей.

Такого рода данныя имѣются, напримѣръ, относительно помѣсей между нѣкоторыми видами фазановъ (Phasianus colchicus, torquatus, versicolor и др.), ко-

торые будто бы даютъ постоянныхъ гибридовъ въ теченіе ряда поколѣній. Сюда же относятся гибриды между зайцемъ и кроликомъ, такъ называемые, „лепориды“. Они были получены въ шестидесятыхъ годахъ прошлаго столѣтія Конрадомъ и разводились затѣмъ къ видѣ постоянной формы въ теченіе ряда поколѣній. Затѣмъ самая возможность подобнаго скрещиванія была подвергнута большому сомнѣнію, и только недавно снова былъ полученъ подобный же гибридъ. Однако, всѣ подобные случаи еще не изслѣдовались подъ новымъ угломъ зрѣнія, съ точки зрѣнія новѣйшихъ данныхъ, почему ихъ трудно признать безспорными, да и вообще въ животномъ царствѣ нѣтъ еще вполнѣ доказаннаго случая постоянныхъ видовыхъ гибридовъ.

Богаче подобными примѣрами ботаники, которые насчитываютъ цѣлый рядъ постоянныхъ формъ, происшедшихъ, какъ они считаютъ, отъ скрещиванія различныхъ видовъ. Изъ многочисленныхъ примѣровъ этого рода, относящихся къ самымъ различнымъ растеніямъ (рододендроны, смородина, малина и пр.), мы остановимся лишь на одномъ, считающемся особенно хорошо доказаннымъ.—Рѣчь идетъ объ одномъ злакѣ Aegilops ovata, который можетъ быть скрещенъ съ пшеницей, Triticum vulgare, и даетъ промежуточнаго гибрида, носящаго названіе Aegilops triticoides. Этотъ гибридъ неспособенъ самъ по себѣ къ размноженію, но его можно скрестить снова съ пшеницей и получить новую гибридную форму, носящую названіе Aegilops speltaeformis, которая отличается полнымъ постоянствомъ и разводится въ такомъ видѣ уже въ теченіе многихъ десятилѣтій.

Подобныхъ примѣровъ, въ общемъ, очень мало; въ будущемъ они, быть можетъ, получатъ при болѣе точномъ изслѣдованіи какое-нибудь другое объясненіе,

но пока мы безусловно не имѣемъ права вполнѣ отрицать существованіе постоянныхъ видовыхъ гибридовъ, совсѣмъ не расщепляющихся и, слѣдовательно, не слѣдующихъ законамъ Менделя.

Посмотримъ теперь, нѣтъ ли противоположныхъ случаевъ, т. е. не извѣстны ли видовые гибриды, расщепляющіеся согласно законамъ Менделя, подобно помѣсямъ между расами, въ слѣдующихъ поколѣніяхъ? Такіе случаи, дѣйствительно, извѣстны, при чемъ число ихъ быстро увеличивается за послѣднее время. Въ виду ихъ выдающагося интереса мы остановимся на подобныхъ менделирующихъ видовыхъ гибридахъ нѣсколько подробнѣе.

Въ 1909 году Корренсъ опубликовалъ результаты скрещиванія двухъ видовъ американскаго растенія Mirabilis — M. jalappa и M. longiflora, отличающихся рядомъ особенностей, начиная съ сѣмядолей и кончая плодомъ. Первое поколѣніе помѣси между ними носило однообразный характеръ, во второмъ же поколѣніи замѣчалось сильное многообразіе, и отдѣльные экземпляры его зачастую рѣзко отличались другъ отъ друга, т.-е. здѣсь имѣло мѣсто настоящее менделевское расщепленіе. „Эти гибриды, говоритъ Корренсъ, не остаются постоянными ни въ одномъ своемъ признакѣ: вѣроятно, менделируютъ (т. е. расщепляются) всѣ“. Отмѣтимъ, что подобное многообразіе во второмъ поколѣніи гибридовъ между этими видами Mirabilis было отмѣчено еще Кёльрейтеромъ больше 100 лѣтъ тому назадъ.

Почти одновременно съ Корренсомъ то же самое явленіе, т. е. расщепленіе во второмъ поколѣніи гибридовъ, было описано у двухъ другихъ растеній: Истъ (East) нашелъ его при скрещиваніи различныхъ видовъ томатовъ, Г. Нильсонъ—у помѣсей между двумя

видами лопуха (Lappa officinalis и L. tomentosa). Обнаруживаютъ расщепленіе при скрещиваніи другъ съ другомъ, по Чермаку, также различные виды пшеницы (Triticum) и ржи (Secale), хотя послѣдніе настолько близки другъ къ другу, что здѣсь можно еще спорить объ ихъ видовой самостоятельности, т.-е. ихъ можно, пожалуй, даже съ большимъ правомъ считать только за разновидности.

Вслѣдъ за этими случаями изъ растительнаго царства вскорѣ удалось найти примѣръ менделирующаго, т.-е. расщепляющагося, видового гибрида и среди животныхъ. Бонхотъ занялся скрещиваніемъ другъ съ другомъ различныхъ видовъ утокъ (Anas), которыя мѣшаются другъ съ другомъ очень легко, и подобные гибриды у нихъ нерѣдко плодовиты. Между прочимъ, ему путемъ ряда скрещиваній удалось получить форму, въ которой были соединены четыре вида: Anas boschas (кряква), A. poecilorhyncha, A. superciliosa и A. acuta (шилохвостъ). Подобные четверные гибриды оказались совершенно плодовитыми, и среди ихъ потомства отщепилась однажды въ совершенно чистомъ видѣ одна изъ родоначальныхъ формъ, именно кряква. Объяснить это помимо расщепленія чѣмъ-либо другимъ, конечно, очень трудно. Другой случай расщепленія у видовыхъ гибридовъ изъ животнаго царства былъ описанъ Набурсомъ у помѣсей между горбатымъ индійскимъ быкомъ-зебу (Bos indicus) и обыкновеннымъ рогатымъ скотомъ (Bos taurus).

Мы можемъ не останавливаться здѣсь на очень интересныхъ результатахъ скрещиванія другъ съ другомъ различныхъ видовъ Antirrhinum, произведенныхъ Бауромъ и Лотси, такъ какъ въ нашемъ сборникѣ имъ посвящена спеціальная статья самого Лотси. Можно, конечно, очень много спорить по поводу предлагаемой имъ теоріи видообразованія, но самый фактъ расщеп-

ленія у видовыхъ гибридовъ Antirrhinum нельзя не признать вполнѣ доказаннымъ.—То же самое нашелъ Розенъ у различныхъ видовъ растенія Erophila (крупка).

Намъ остается коснуться лишь появившейся уже въ 1913 году работы Вихлера, посвященной гибридамъ двухъ видовъ гвоздики—Dianthus armeria и D. deltoides. Эти гибриды особенно интересны для насъ потому, что ихъ издавна считали строго постоянными, и въ частности извѣстный ботаникъ Гэртнеръ въ свое время (1849) указывалъ на эту помѣсь, какъ на блестящій примѣръ постоянства гибридовъ, при чемъ это постоянство было прослѣжено здѣсь вплоть до десятаго поколѣнія.—Изслѣдованія Вихлера показали, что подобное утвержденіе совершенно ошибочно: въ дѣйствительности, во второмъ поколѣніи гибридовъ наблюдается сложное расщепленіе, продолжающееся и въ слѣдующихъ поколѣніяхъ, и это расщепленіе идетъ вполнѣ согласно съ менделевскими законами.

Работа Вихлера невольно вызываетъ рядъ размышленій: если ему удалось такъ легко развѣнчать этотъ „блестящій примѣръ постоянства гибридовъ“, какъ називалъ его Гэртнеръ, подчинивъ и это скрещиваніе менделевскимъ законамъ, то не ждетъ ли та же участь и другіе подобные же примѣры въ родѣ гибридовъ фазановъ, лепоридовъ, Aegilops speltaeformis и т. д.? Быть можетъ, какъ думаютъ нѣкоторые, нѣтъ вообще другой наслѣдственности, кромѣ менделистической, и видовые гибриды въ той же степени подчинены ей, какъ и помѣси между расами, породами, разновидностями?

Одинъ изъ выдающихся изслѣдователей гибридизаціи ботаникъ Бауръ пишетъ: „Если второе поколѣніе гибридовъ не получено въ очень большомъ числѣ экземпляровъ—въ количествѣ нѣсколькихъ тысячъ особей, то и заключать отсюда объ отсутствіи расщепленія совершенно невозможно“. И далѣе „...съ

этой точки зрѣнія въ настоящее время ни одинъ изъ описанныхъ случаевъ постоянства гибридовъ не имѣетъ доказательной силы". Съ другой стороны, Бэтсонъ давно уже высказалъ предположеніе, что, быть можетъ, постоянные гибриды и имѣются, но они произошли въ полномъ согласіи съ законами Менделя: первоначально послѣ первыхъ двухъ скрещиваній имѣло мѣсто расщепленіе, а затѣмъ въ процессѣ естественнаго или искусственнаго подбора сохранился тотъ или иной изъ чистыхъ нерасщепляющихся болѣе типовъ. Словомъ, здѣсь могло имѣть мѣсто какъ разъ то, что предполагаетъ при образованіи новыхъ видовъ путемъ скрещиванія въ своей статьѣ Лотси.

Подобный взглядъ о сведеніи всѣхъ гибридовъ, въ томъ числѣ и видовыхъ, къ законамъ единой менделистической наслѣдственности очень соблазнителенъ, но все же, несмотря на довольно большую вѣроятность его, онъ не можетъ считаться вполнѣ доказаннымъ. Признавая наличность настоящей менделистической наслѣдственности у цѣлаго ряда видовыхъ гибридовъ, мы не имѣемъ пока права распространять подобный взглядъ на всѣ случаи скрещиванія между видами. Возможна къ тому же и третья точка зрѣнія, пытающаяся примирить какъ случаи постоянства видовыхъ гибридовъ, такъ и случаи ихъ менделистическаго расщепленія.

Эта новая попытка синтезировать имѣющійся въ настоящее время матеріалъ принадлежитъ Плате и развита имъ въ его новой книгѣ о наслѣдственности (1913).

Какъ извѣстно, съ точки зрѣнія менделизма всѣ свойства организмовъ соединены парами, при чемъ одинъ изъ компонентовъ такой пары является доминантнымъ и сохраняется въ первомъ поколѣніи гибри-

довъ (круглая форма сѣмянъ гороха, желтая окраска ихъ сѣмядолей, окрашенные цвѣты и т. д.), другой же, ему противоположный, при этомъ исчезаетъ и появляется лишь при послѣдующемъ расщепленіи, почему его называютъ рецессивнымъ (рубчатыя и зеленыя сѣмена гороха, бѣлые цвѣты и т. д.). Въ настоящее время принято обозначатъ доминантные признаки большой буквой, отвѣчающіе же имъ рецессивные—соотвѣтствующей малой. Итакъ, символически скрещиваніе двухъ расъ какого-нибудь вида обозначаютъ, если здѣсь различіе заключается въ трехъ парахъ признаковъ, такимъ образомъ:

$$\mathrm{A}b\mathrm{C} \times a\mathrm{B}c.$$

Первое поколѣніе такихъ гибридовъ будетъ $\mathrm{A}a\mathrm{B}b\mathrm{C}c$ и, такъ какъ здѣсь находятся въ скрытомъ состояніи и рецессивные признаки, обозначенные малыми буквами, то въ слѣдующемъ поколѣніи возможно расщепленіе и появленіе формъ какъ родительскаго типа, такъ и совсѣмъ новыхъ — напримѣръ, abc, $ab\mathrm{C}$, $\mathrm{AB}c$ и т. д.

Подобныя же отношенія Плате допускаетъ и у тѣхъ видовыхъ гибридовъ, гдѣ найдено расщепленіе по отношенію ко всѣмъ признакамъ (какъ Mirabilis, Antirrhinum и др.). Здѣсь имѣетъ мѣсто то же самое

$$\mathrm{A}b\mathrm{CD}ef\mathrm{G}\ldots \times a\mathrm{B}cd\mathrm{EF}g\ldots$$

первое поколѣніе — $\mathrm{A}a\mathrm{B}b\mathrm{C}c\mathrm{D}d\mathrm{E}e\mathrm{F}f\mathrm{G}g\ldots$, и оно затѣмъ расщепляется. Подобные менделирующіе видовые гибриды получаются по Плате только тамъ, гдѣ скрещиваемые виды особенно близко стоятъ другъ къ другу, и это выражается прежде всего въ полной плодовитости ихъ помѣсей.

Однако, у очень далекихъ другъ отъ друга видовъ отношенія по Плате должны быть уже иными. У одного изъ нихъ тотъ или иной признакъ представленъ наслѣдственнымъ свойствомъ или факторомъ A, у дру-

гого—факторомъ A′, но этотъ послѣдній факторъ не составляетъ съ первымъ общей пары, а каждый изъ нихъ вполнѣ самостоятеленъ, слѣдовательно, между ними не можетъ быть ни доминированія одного надъ другимъ, ни расщепленія. Допустимъ, рѣчь идетъ о цвѣтѣ: у одного вида черный цвѣтъ доминирующій, желтый—рецессивный, у другого желтый доминирующій, а ему отвѣчаетъ въ видѣ рецессивнаго бѣлый. При скрещиваніи перваго вида въ лицѣ его черной расы съ желтымъ представителемъ другого вида, очевидно, черный цвѣтъ не можетъ доминировать надъ независимымъ отъ него желтымъ, а они проявятся у гибридовъ оба и расщепляться въ слѣдующихъ поколѣніяхъ тоже, конечно, не будутъ.

Итакъ, мы скрещиваемъ два далекихъ вида: формула одного ABCDE. . . . , другого A′B′C′D′E′. . . . Первое поколѣніе будетъ AA′BB′CC′DD′EE′. . . . и, такъ какъ доминированія одного признака надъ другимъ здѣсь нѣтъ, то скорѣе всего подобная помѣсь будетъ носить промежуточный характеръ, т.-е. являться чѣмъ-то среднимъ между исходными формами. Ожидать расщепленія подобной формы въ слѣдующихъ поколѣніяхъ мы тоже не можемъ, такъ какъ расщепленіе основывается на раздѣленіи доминантныхъ особенностей по однѣмъ половымъ клѣткамъ, рецессивныхъ—по другимъ, здѣсь же этого нѣтъ, и какъ свойства одного вида, такъ и свойства другого должны быть въ каждой изъ половыхъ клѣтокъ. Подобные гибриды, какъ говорятъ, не гетерозиготны, у нихъ можетъ быть только одинъ сортъ половыхъ клѣтокъ какъ со свойствами A, B, C . . . . , такъ и со свойствами A′, B′, C′. . . . ; слѣдовательно, такіе гибриды не могутъ расщепляться и должны остаться постоянными во всѣхъ слѣдующихъ поколѣніяхъ.

Наконецъ, можетъ быть, по мнѣнію Плате, и тре-

тій случай, который, вѣроятно, чаще всего имѣетъ мѣсто въ дѣйствительности, а именно, комбинація менделистической наслѣдственности съ постоянной. При этомъ у скрещиваемыхъ видовъ нѣкоторыя свойства общія, т.-е. одно является доминантнымъ, другое—рецессивнымъ, иначе говоря, они составляютъ общую пару, и эти свойства должны доминировать одно надъ другимъ въ первомъ поколѣніи помѣсей, а затѣмъ расщепляться въ слѣдующихъ, т.-е. вполнѣ слѣдовать законамъ Менделя. Наоборотъ, другія особенности исходныхъ формъ не имѣютъ ничего общаго другъ съ другомъ, какъ въ случаѣ чистой промежуточной наслѣдственности, и эти свойства не будутъ, конечно, тоже расщепляться, а будутъ наслѣдоваться цѣликомъ безъ расщепленія.

Въ этомъ случаѣ одинъ видъ имѣетъ формулу ABC*d*E . . . . , другой A′B′*c*DE′; свойства C и *c*, D и *d* будутъ наслѣдоваться у гибридовъ по законамъ преобладанія и расщепленія, остальныя же особенности A, B, E, A′, B′, E′ должны передаваться изъ поколѣнія въ поколѣніе постоянно.—Такимъ образомъ, вполнѣ возможно соединеніе альтернативной наслѣдственности съ постоянно-промежуточной, такъ что наблюденіе, что тѣ или иные видовые гибриды менделируютъ или обнаруживаютъ извѣстное постоянство, еще не рѣшаетъ вполнѣ вопроса. Считать его вполнѣ выясненнымъ относительно данныхъ гибридовъ можно лишь тогда, когда мы или убѣдились, что всѣ свойства ихъ наслѣдуются по Менделю, или же выяснили, какія именно изъ нихъ слѣдуютъ его законамъ, а какія передаются изъ поколѣнія въ поколѣніе постоянными. Словомъ, Плате наравнѣ съ менделистической наслѣдственностью допускаетъ у видовыхъ гибридовъ и постоянно - промежуточную, а также смѣшеніе этихъ двухъ типовъ.

Всѣ эти соображенія основываются, какъ отмѣчаетъ и самъ авторъ, на „rein theoretischen Gründen". Придавать послѣднимъ въ столь трудномъ вопросѣ особенно важное значеніе едва ли возможно, и мы такъ подробно остановились на этой теоріи потому, что она получила уже нѣкоторое фактическое подтвержденіе. Сейчасъ же вслѣдъ за книгой Плате, т.-е. уже въ 1913 году, появились двѣ работы, въ которыхъ имѣются наблюденія, говорящія за то, что у нѣкоторыхъ видовыхъ гибридовъ, дѣйствительно, имѣется какъ бы соединеніе менделистической наслѣдственности съ промежуточной.

Первая работа принадлежитъ финляндскому зоологу Федерлею и касается гибридовъ между различными видами бабочекъ изъ рода Pygaera (изъ группы шелкопрядовъ). Два года тому назадъ авторъ опубликовалъ уже о нихъ работу, описывавшую чисто внѣшнія особенности этихъ гибридовъ. Первое поколѣніе ихъ носитъ промежуточный характеръ, второго же почти никогда не удается получить, такъ какъ между собой эти помѣси большею частью безплодны. Однако (какъ и въ случаѣ Aegilops spletaeformis), такихъ гибридовъ удается скрестить съ одной изъ родительскихъ формъ и получить этимъ путемъ второе поколѣніе, правда, уже нечистое, а съ тремя четвертями крови одного вида и одной четвертью крови другого, какъ любили опредѣлять подобныхъ гибридовъ раньше.

Такія „тричетвертикровныя" формы у Pygaera не обнаруживали, однако, значительно большаго сходства съ однимъ видомъ, чѣмъ съ другимъ, а носили приблизительно тотъ же характеръ, что и первое поколѣніе гибридовъ, такъ сказать, „полукровныя" формы. Это обстоятельство, а также довольно сильно выраженное многообразіе яицъ и гусеницъ у тричетвертикровныхъ гибридовъ заставили Федерлея высказать

предположенiе, что здѣсь имѣетъ мѣсто альтернативная наслѣдственность. Во второмъ поколѣнiи, думалъ онъ, наступаетъ расщепленiе, замѣтное на стадiи яйца и гусеницы, а затѣмъ большинство различныхъ типовъ вымираетъ и остается лишь одинъ, сходный съ первымъ поколѣнiемъ помѣсей.

Отъ изученiя внѣшняго вида гибридовъ Pygaera Федерлей перешелъ къ изслѣдованiю ихъ сперматогенеза (процесса созрѣванiя сперматозоидовъ въ половыхъ железахъ), что и составляетъ содержанiе его второй работы, вышедшей одновременно съ книгой Плате. Мы не можемъ останавливаться здѣсь подробно на этихъ наблюденiяхъ Федерлея и ограничимся изъ нихъ наиболѣе существеннымъ.

Какъ извѣстно, за носителей наслѣдственныхъ свойствъ яйца и живчика принимаются обычно особыя отдѣльности въ ихъ ядрѣ, такъ называемыя хромозомы. Число послѣднихъ строго постоянно у каждаго вида животныхъ и растенiй: такъ, въ случаяхъ, изученныхъ Федерлеемъ, у одного вида Pygaera (P. anachoreta) живчикъ и яйцо имѣютъ по 30 хромозомъ, у другого вида (P. curtula) ихъ 29, у третьяго (P. pigra)—23. Во время оплодотворенiя, благодаря соединенiю живчика съ яйцомъ, число хромозомъ удваивается, и всѣ клѣтки животнаго, произошедшiя изъ оплодотвореннаго яйца, имѣютъ двойное число хромозомъ. Во время же процессовъ созрѣванiя яйца и живчика (овогенеза и сперматогенеза, какъ называютъ ихъ обычно) происходитъ снова уменьшенiе числа хромозомъ будущей половой клѣтки до характернаго для нея уже не двойного, какъ у остальныхъ клѣтокъ, а простого числа. При этомъ, какъ можно думать, происходитъ предварительное соединенiе хромозомъ парами: одной, полученной въ свое время отъ отца, съ другой соотвѣтствующей, полученной отъ матери.

Благодаря этому сліянію или, какъ говорятъ, коньюгаціи хромозомъ и слѣдующему затѣмъ расхожденію ихъ по четыремъ сѣменнымъ клѣткамъ, получающимся изъ одной первичной сѣменной (сперматогоніи), а также соотвѣтствующимъ процессамъ во время созрѣванія яйца, становятся возможными процессы расщепленія по закону Менделя. Входить въ подробное разсмотрѣніе этихъ довольно сложныхъ явленій созрѣванія половыхъ клѣтокъ въ силу ихъ спеціальнаго характера мы здѣсь, однако, не будемъ, да это для нашей цѣли и не нужно.

Итакъ, при скрещиваніи другъ съ другомъ особей одного вида у ихъ гибридовъ во время созрѣванія половыхъ клѣтокъ происходитъ уменьшеніе двойного числа хромозомъ (диплоиднаго) до простого (гаплоиднаго), а также имѣетъ мѣсто предварительная коньюгація отцовскихъ и материнскихъ хромозомъ. Какъ же обстоитъ съ этимъ дѣло у видовыхъ гибридовъ?

Здѣсь можно a priori предположить двѣ возможности. Если скрещиваніе данныхъ видовъ управляется законами Менделя и въ ихъ потомствѣ имѣетъ мѣсто расщепленіе, то, можно думать, въ первомъ поколѣніи такихъ гибридовъ отцовскія и материнскія хромозомы будутъ тоже коньюгировать другъ съ другомъ. Если дальнѣйшаго расщепленія въ потомствѣ подобныхъ помѣсей между различными видами не происходитъ, то едва ли можно ожидать здѣсь и коньюгаціи хромозомъ, а половыя клѣтки должны имѣть скорѣе всего не простое, а двойное число этихъ элементовъ.

Для провѣрки этихъ теоретическихъ предпосылокъ Федерлей и предпринялъ изслѣдованіе сперматогенеза полученныхъ имъ до того гибридовъ между различными видами бабочекъ изъ рода Pygaera. При этомъ онъ, если нѣтъ ошибки въ его наблюденіяхъ, открылъ фактъ чрезвычайно большой важности, слу-

жащій подтвержденіемъ мысли Плате о возможной комбинаціи наслѣдственности менделистической съ наслѣдственностью неменделистической, т.-е. постоянно-промежуточной.

При сперматогенезѣ у видовыхъ гибридовъ Pygaera коньюгаціи хромозомъ, по первому впечатлѣнію, совсѣмъ не происходитъ, и половыя клѣтки получаютъ какъ будто полную двойную порцію хромозомъ: и отъ отца и отъ матери. Такъ, при скрещиваніи P. curtula и P. pigra гибридъ получаетъ отъ нихъ 52 (29 + 23) хромозомы, и это число переходитъ въ его половыя клѣтки. Однако, болѣе внимательный подсчетъ показываетъ, что въ послѣднихъ число хромозомъ всегда нѣсколько меньше: напримѣръ, въ данномъ случаѣ 47 вмѣсто 52. Происходитъ это, по Федерлею, въ силу того, что коньюгація между нѣсколькими хромозомами все-таки имѣетъ мѣсто — въ данномъ опять-таки случаѣ коньюгируютъ другъ съ другомъ 5 паръ хромозомъ и изъ нихъ получаются 5 двойныхъ хроматиновыхъ элементовъ, а остальныя 42 хромозомы такъ и переходятъ въ своемъ простомъ состояніи въ сперматозоидъ.

Слѣдовательно, мы видимъ здѣсь не полную коньюгацію хромозомъ, какъ при всѣхъ нормальныхъ скрещиваніяхъ, и не полное отсутствіе ея, что можно было бы предполагать въ случаѣ постоянно - промежуточной наслѣдственности, а комбинацію этихъ двухъ типовъ. Около одной пятой этихъ носителей наслѣдственныхъ свойствъ коньюгируютъ другъ съ другомъ: можно думать, что и самыя свойства, представленныя этими хромозомами, будутъ наслѣдоваться по Менделю. У прочихъ четырехъ пятыхъ всего хроматиноваго состава ядра коньюгаціи другъ съ другомъ нѣтъ, откуда мы въ правѣ заключить, что соотвѣтствующія имъ свойства будутъ наслѣдо-

ваться, по типу постоянно - промежуточной наслѣдственности.

Таковы выводы изъ чрезвычайно интересной работы Федерлея, и если авторъ не впалъ въ какую-нибудь ошибку, то предположенiе Плате о возможности комбинацiи двухъ видовъ наслѣдственности получаетъ сильное подтвержденiе. Замѣтимъ лишь, что изученiе поведенiя и взаимоотношенiй хромозомъ во время процессовъ созрѣванiя относится къ числу труднѣйшихъ цитологическихъ изслѣдованiй, и ошибки въ подсчетѣ хроматиновыхъ элементовъ болѣе чѣмъ возможны у самыхъ выдающихся и внимательныхъ изслѣдователей. Поэтому считать этотъ трудный вопросъ рѣшеннымъ при помощи одной цитологiи, гдѣ многое еще далеко неясно, едва-ли возможно.

Однако, взгляды Плате и Федерлея недавно снова получили подтвержденiе въ только что появившейся работѣ Есенко о гибридахъ между рожью и пшеницей. Не входя въ подробный разборъ его данныхъ, отмѣтимъ лишь слѣдующее. Въ нѣкоторыхъ признакахъ гибриды между пшеницей и рожью расщепляются по менделевскимъ законамъ, въ другихъ имѣетъ мѣсто, повидимому, тоже расщепленiе, но чрезвычайно сложное, подробности котораго выяснить довольно трудно; для третьихъ же особенностей, наконецъ, нельзя считать исключенной постоянно-промежуточную наслѣдственность. Если это такъ, то передъ нами снова примѣръ гибрида между двумя довольно далекими видами, который частью расщепляется, частью носитъ постоянно-промежуточный характеръ.

Повидимому, нѣчто подобное имѣетъ мѣсто и у гибридовъ между бизономъ, зубромъ и коровой (наша совмѣстная съ И. И. Ивановымъ работа объ этихъ гибридахъ должна въ ближайшемъ будущемъ появиться въ печати). У этихъ въ высшей степени интересныхъ

помѣсей между довольно далекими другъ отъ друга видами наблюдается скорѣе промежуточная наслѣдственность. Однако, по отношенію къ нѣкоторымъ признакамъ (форма роговъ, длина хвоста, развитіе волосяного покрова передней части тѣла) во второмъ поколѣніи происходитъ, повидимому, расщепленіе.

Какъ бы то ни было вопросъ о типѣ наслѣдственности у видовыхъ гибридовъ не можетъ еще считаться рѣшеннымъ. Имѣетъ-ли здѣсь мѣсто особый типъ наслѣдственности, или же обычная менделистическая наслѣдственность, или и то и другое, должны показать дальнѣйшія изслѣдованія. Вопросъ этотъ слишкомъ важенъ и интересенъ, чтобы мы могли признать его мало-мальски исчерпаннымъ на основаніи имѣющагося у насъ теперь матеріала.

Мы отмѣчали уже не разъ, что многіе видовые гибриды отличаются отъ помѣсей между расами и разновидностями, между прочимъ, и своимъ безплодіемъ. Явленіе это очень характерно именно для видовыхъ гибридовъ, почему мы должны сказать о немъ здѣсь нѣсколько словъ.

Степень безплодія помѣсей можетъ носить самый различный характеръ. Прежде всего его можетъ совсѣмъ и не быть, такъ какъ мы видѣли ужъ рядъ видовыхъ гибридовъ, вполнѣ плодовитыхъ и между собой и съ исходными формами (Mirabilis Antirrhinum, многія утки, фазаны и т. д.). Къ этимъ вполнѣ плодовитымъ видовымъ гибридамъ примыкаетъ рядъ другихъ формъ, у которыхъ плодовитость носитъ факультативный характеръ, т.-е. подобныя помѣси могутъ быть вполнѣ плодовитыми, но могутъ иногда оказываться и безплодными. Такъ, при скрещиваніи канарейки съ коноплянкой, зябликомъ и другими близкими къ нимъ видами иногда въ одномъ и томъ же

гнѣздѣ наблюдаются и вполнѣ плодовитые и безплодные экземпляры. Отчего при этомъ одинъ сынъ тѣхъ же самыхъ родителей плодовитъ, а другой безплоденъ, сказать пока мы не можемъ.

Слѣдующей ступенью безплодія являются тѣ случаи, когда это явленіе имѣетъ мѣсто лишь у гибридовъ одного строго опредѣленнаго пола, представители же другого пола вполнѣ плодовиты. Мы видѣли уже примѣръ подобнаго рода у гибридовъ между рожью и пшеницей; то же самое нерѣдко встрѣчается и въ животномъ царствѣ: укажемъ хотя бы на упоминавшіяся выше помѣси между бизономъ или зубромъ и коровой, у которыхъ самцы отъ подобнаго скрещиванія являются безплодными, самки же плодовиты и могутъ дать съ одной изъ родительскихъ формъ плодовитое же вполнѣ потомство. Во всѣхъ этихъ случаяхъ, какъ правило, безплоденъ мужской полъ и плодовиты особи женскаго; однако, возможны и обратныя отношенія: при скрещиваніи Antirrhinum majus и A. siculum получается гибридъ съ вполнѣ плодовитой пыльцей, но безплодными женскими органами (пестиками); также неплодовиты самки у нѣкоторыхъ гибридовъ Pygaera, хотя самцы ихъ здѣсь плодовиты. Наконецъ, гибриды могутъ быть вполнѣ безплодными въ обоихъ полахъ, какъ это имѣетъ мѣсто у многочисленныхъ растеній, муловъ, лошаковъ, зеброидовъ (помѣси лошади и зебры) и т. д.

Безплодіе одного пола гибридовъ связывается съ безплодіемъ обоихъ половъ тѣми рѣдкими случаями, когда у безплодныхъ, какъ правило, въ обоихъ полахъ помѣсей особи одного пола въ исключительныхъ случаяхъ оказываются вдругъ плодовитыми. Это наблюдалось, напримѣръ, у самокъ муловъ, такъ что, скрещивая такихъ самокъ съ жеребцомъ или осломъ, можно было получить и отъ нихъ потомство. Здѣсь

мы имѣемъ дѣло, очевидно, съ угасающей половой способностью, которая временами вдругъ вспыхиваетъ у отдѣльныхъ экземпляровъ.

Интересно выяснить, что за причины этого явленія, почему у цѣлаго ряда видовыхъ гибридовъ наблюдается та или иная степень безплодія? Нужно сознаться, что этотъ вопросъ выясненъ еще очень недостаточно, и мы относительно причинъ безплодія очень многаго совсѣмъ не знаемъ.

Гэккеръ еще въ 1902 году высказалъ мысль, что безплодіе гибридовъ скорѣе всего вызывается извѣстными неправильностями во время процесса созрѣванія ихъ половыхъ клѣтокъ. Въ частности, онъ думалъ, что при этомъ не могутъ соединиться другъ съ другомъ, какъ бы отталкиваются хромозомы, полученныя гибридомъ отъ его различныхъ родителей, что и вызываетъ въ концѣ-концовъ безплодіе подобной помѣси. Эта мысль нашла себѣ затѣмъ какъ будто подтвержденіе въ цѣломъ рядѣ наблюденій Гюйера надъ сперматогенезомъ у гибридовъ голубей и нѣкоторыхъ ботаниковъ надъ различными растительными гибридами.

Однако, два болѣе новыхъ изслѣдователя сперматогенеза гибридовъ, изучавшіе его при томъ у цѣлаго ряда различныхъ формъ, не подтвердили основного положенія Гэккера объ отталкиваніи разнородныхъ хромозомъ, какъ о главной причинѣ безплодія. Мы имѣемъ здѣсь въ виду изслѣдованія, во-первыхъ, Тишлера надъ различными растительными гибридами и, во-вторыхъ, Полля надъ помѣсями у птицъ.

Тишлеръ и Полль сходятся въ томъ, что во время процесса созрѣванія половыхъ клѣтокъ у гибридовъ въ ихъ ядрахъ не наблюдается чего-либо особеннаго, свойственнаго лишь подобнымъ формамъ. Правда, иногда замѣчаются различнаго рода неправильности но подобное же явленіе имѣетъ мѣсто и у вполнѣ

чистыхъ не-гибридныхъ формъ, такъ что въ этихъ неправильностяхъ процесса созрѣванія нельзя видѣть и причины безплодія.

Въ дальнѣйшемъ мнѣнія этихъ двухъ изслѣдователей расходятся. Тишлеръ нашелъ у изслѣдованныхъ имъ формъ рядъ сильныхъ и замѣтныхъ измѣненій въ плазмѣ половыхъ клѣтокъ, вызываемыхъ, по его мнѣнію, своего рода интоксикаціей, происходящей отъ смѣшенія различныхъ родительскихъ плазмъ, при чемъ эта интоксикація сильнѣе всего отражается на плазмѣ половыхъ клѣтокъ гибрида и вызываетъ тѣмъ его безплодіе. Эти наблюденія Тишлера не остались единичными, а нашли себѣ затѣмъ подтвержденіе со стороны другихъ изслѣдователей растительныхъ гибридовъ.

Полль нашелъ, однако, у изслѣдованныхъ имъ помѣсей между утками и фазанами совершенно иное. По его наблюденіямъ, сперматогенезъ протекаетъ и у чистыхъ формъ и у гибридовъ совершенно одинаково, только у послѣднихъ въ случаѣ ихъ безплодія происходитъ остановка на одной изъ раннихъ стадій развитія половыхъ клѣтокъ, почему зрѣлыхъ половыхъ продуктовъ здѣсь и не получается.

Какъ извѣстно, первичная половая клѣтка (оогонія или сперматогонія) должна претерпѣть рядъ измѣненій, прежде чѣмъ она станетъ зрѣлымъ яйцомъ или сперматозоидомъ, и во время этихъ процессовъ происходятъ три дѣленія подобной клѣтки: одно во время такъ называемаго періода размноженія и два во время періода созрѣванія.

У безплодныхъ гибридовъ не происходитъ, по наблюденіямъ Полля, или только самаго послѣдняго дѣленія (второго дѣленія созрѣванія), или обоихъ дѣленій созрѣванія, или, наконецъ, всѣхъ трехъ дѣленій. Сообразно съ этимъ Полль дѣлитъ всѣхъ безплод-

ныхъ гибридовъ на три группы (съ двумя, однимъ дѣленіемъ и совсѣмъ безъ дѣленій во время сперматогенеза) и противопоставляетъ имъ плодовитыхъ (хотя бы факультативно) гибридовъ, имѣющихъ всѣ три дѣленія, какъ у чистыхъ формъ.

Тѣ-же самые процессы пріостановки развитія на одномъ изъ дѣленій имѣютъ мѣсто по Поллю при овогенезѣ у самокъ, хотя это труднѣе прослѣдить, такъ какъ свои дѣленія созрѣванія яйцо продѣлываетъ уже внѣ яичника. Вообще, по мнѣнію этого изслѣдователя, у самцовъ и самокъ каждаго гибрида всегда наблюдается одна и та-же степень безплодія: если самки плодовиты, должны быть плодовитыми и самцы, если у одного пола имѣется безплодіе, скажемъ, второй степени (выпаденіе обоихъ дѣленій созрѣванія), то то-же самое справедливо и для другого пола.— Послѣдній выводъ, впрочемъ, едва ли можно признать правильнымъ, такъ какъ намъ извѣстенъ рядъ формъ съ плодовитыми самками и безплодными самцами и наоборотъ, почему противъ этого положенія Полля уже были сдѣланы вѣскія возраженія.

Что касается его взгляда, взятаго въ цѣломъ, то нельзя не признать этихъ наблюденій чрезвычайно интересными, но далеко не рѣшающими вопросъ. Въ самомъ дѣлѣ, что же является причиной остановки развитія на извѣстной стадіи дѣленія? Это вѣдь такъ же неясно и послѣ изслѣдованій Полля, какъ и до нихъ. Къ тому же его объектъ, птицы, вообще не особенно удобенъ для изученія цитологическихъ деталей въ силу чрезвычайной мелкости хромозомъ. Поэтому и отрицаніе Поллемъ взгляда Гэккера объ отталкиваніи другъ отъ друга родительскихъ хромозомъ въ половыхъ клѣткахъ гибрида не можетъ претендовать на особую доказательность.

И, дѣйствительно, недавно появилось два новыхъ

изслѣдованія, которыя снова возвращаютъ насъ къ воззрѣніямъ Гэккера объ отсутствіи у безплодныхъ гибридовъ во время образованія ихъ половыхъ клѣтокъ нѣкоторыхъ процессовъ, свойственныхъ чистымъ формамъ и плодовитымъ гибридамъ.

Мы говорили уже о наблюденіяхъ Федерлея, согласно которымъ у помѣсей между различными видами Pygaera не происходитъ совсѣмъ или почти не происходитъ коньюгаціи хромозомъ другъ съ другомъ, т.-е имѣетъ мѣсто какъ разъ то, что предполагалъ у безплодныхъ гибридовъ Гэккеръ. То же самое, если оставить въ сторонѣ менѣе существенныя для насъ детали, нашелъ Гэтсъ у гибридовъ изъ рода Oenothera (Oe. gigas $\times$ Oe. lata).

Такимъ образомъ, взглядъ Гэккера не можетъ въ настоящее время не только считаться опровергнутымъ, но получаетъ новое подтвержденіе. Примѣнимъ ли онъ ко всѣмъ случаямъ безплодія или же имѣетъ лишь частичное значеніе, это, конечно, еще большой вопросъ. Въ виду наличности совершенно опредѣленныхъ указаній Тишлера и другихъ авторовъ, что у многихъ растительныхъ помѣсей гибридизація отражается не столько на ядрѣ, сколько на плазмѣ ихъ половыхъ клѣтокъ, можно думать, что безплодіе гибридовъ сопровождается въ разныхъ случаяхъ различными явленіями, и измѣненія могутъ имѣть мѣсто и въ ядрѣ и въ плазмѣ ихъ половыхъ клѣтокъ.

Что же является все-таки въ концѣ-концовъ отвѣтственнымъ за всѣ эти измѣненія, гдѣ бы и какъ бы они ни проявлялись, что вызываетъ у многихъ гибридовъ такія измѣненія ихъ половыхъ клѣтокъ, которыя дѣлаютъ эти формы безплодными? Разгадку всего этого нужно искать скорѣе всего въ біо-химіи.

Мы упоминали уже, что Тишлеръ сводитъ всѣ измѣненія въ плазмѣ половыхъ клѣтокъ гибридовъ

къ ядовитому дѣйствію соединенія слишкомъ отличныхъ другъ отъ друга гаметъ, сказывающемуся, главнымъ образомъ, при образованіи въ продуктѣ ихъ слiянія новыхъ половыхъ клѣтокъ.—Довольно сходная съ этимъ мысль была высказана также нашимъ русскимъ изслѣдователемъ И. И. Ивановымъ, исходящимъ при этомъ изъ факта образованія въ крови при введеніи въ нее спермы того же или другого вида особыхъ специфическихъ тѣлъ — сперматоксиновъ. Ивановъ предполагаетъ, что у млекопитающихъ въ крови самки, оплодотворенной спермой другого вида, образуются также сперматоксины, оказывающіе неблагопріятное вліяніе на развитіе мужскихъ половыхъ органовъ гибрида, почему здѣсь самцы и оказываются безплодными, а самки тѣхъ же гибридовъ плодовиты. Эта мысль, впрочемъ, имѣетъ менѣе широкій кругъ приложенія, чѣмъ болѣе общая гипотеза Тишлера, и ею трудно объяснить всѣ случаи безплодія гибридовъ.

Приблизительно въ томъ же духѣ, что Тишлеръ и Ивановъ, высказывался недавно по поводу причинъ безплодія видовыхъ гибридовъ В. Шульцъ. Гибридизацію онъ сравнивалъ при этомъ съ трансплантаціей (пересадкой органовъ одного животнаго въ другое): какъ при послѣдней пересаженные кусочки живутъ различное время, такъ и здѣсь страдаютъ раньше всего наиболѣе специфичныя половыя клѣтки.

Во всякомъ случаѣ, мысль объ интоксикаціи, своего рода отравленіи зародыша въ силу сліянія слишкомъ различныхъ половыхъ продуктовъ очень вѣроятна, и въ этомъ именно скорѣе всего и лежитъ разгадка причины безплодія гибридовъ. Въ пользу подобнаго воззрѣнія высказывается въ своей не разъ уже цитированной нами работѣ и Федерлей, приводящій при этомъ рядъ интересныхъ соображеній. Во

время зародышеваго развитія изученныхъ имъ гибридовъ онъ наблюдалъ особые періоды, когда множество зародышей вдругъ погибало, а пережившие этотъ періодъ продолжали развиваться дальше вполнѣ нормально. Такимъ же критическимъ періодомъ онъ считаетъ процессъ созрѣванія половыхъ клѣтокъ: при этомъ, не смотря на отсутствіе коньюгаціи, разнородныя хромозомы оказываютъ вредное воздѣйствіе другъ на друга, почему задерживается и развитіе всей половой клѣтки.

Все это носитъ, пожалуй, нѣсколько гипотетическій характеръ. Однако, въ дѣлѣ выясненія причинъ безплодія гибридовъ мы несомнѣнно стоимъ на вѣрномъ пути. Будущія изслѣдованія, надо думать, прольютъ окончательный свѣтъ на этотъ вопросъ, не менѣе важный и интересный съ общей точки зрѣнія, чѣмъ вопросъ о типѣ наслѣдственности, свойственномъ видовымъ гибридамъ вообще.

ОГЛАВЛЕНІЕ.

